ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 87

11

НОЯБРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2002

УДК 582.998

© Ч. Джеффри

СИСТЕМАТИКА СЛОЖНОЦВЕТНЫХ (*COMPOSITAE*) В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА

C. JEFFREY. SYSTEMATICS OF *COMPOSITAE* AT THE BEGINNING OF THE 21ST CENTURY

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 16.04.2002

Представлен обзор систематики сложноцветных в ранге подтрибы и выше. Обсуждаются происхождение семейства, объем и взаимоотношения подсемейств и триб, вопросы исходного состояния некоторых признаков и проблемы классификации подтриб и парафилии крупных родов. Предложена система семейства, в которой приняты 5 подсемейств и 17 триб. Действительно обнародовано название *Eupatoriodinae* (Cass.) C. Jeffrey supersubtribus nov.

Ключевые слова: *Compositae*, *Asteraceae*, систематика, подсемейства, трибы, надподтриба, подтрибы.

Самым авторитетным систематиком сем. *Compositae* является H. Cassini. Cassini (1819) разделил это семейство на 20 триб. Из них 11 подтверждаются современными данными морфологической и молекулярной систематики, и лишь 6 впоследствии выделенных триб общеприняты в сегодняшней систематике семейства. Хотя система триб Cassini не была принята ни C. F. Lessing (1832), ни A. De Candolle (1836:38), она была в значительной степени восстановлена G. Bentham (1876). Предложенные O. Hoffmann (1890:94) и A. Cronquist (1955) классификации мало отличаются от системы Bentham на уровне трибы.

В отличие от этой относительной стабильности в понимании объема и определения триб представления о связях между трибами и разделении семейства на подсемейства все время развивались и изменялись. Несмотря на то что до конца первой половины XIX в. были действительно обнародованы 37 названий подсемейств сложноцветных (Reveal, 1997), выделение только двух подсемейств — *Liguliflorae* (*Cichorioideae*) и *Tubiflorae* (*Asteroideae*) — стало более или менее общепринятым (за исключением Bentham, который отказался от этого разделения). Но поскольку в подсем. *Liguliflorae* выделялись только цикориевые, а в подсем. *Tubiflorae* искусственно объединялись трибы разных происхождения и родства (включая и трибы, более близкие к цикориевым, чем к некоторым другим, отнесенным к этому подсемейству, трибам), такое разделение приходится вслед за Bentham отвергнуть.

В 1975 г. состоялась первая международная конференция по сложноцветным, труды которой были опубликованы 2 года спустя (Heywood et al., 1977). В этом большом двухтомном издании представлен обширный обзор систематики семейства на уровне трибы и подтрибы, основанный на новейших систематических данных и методах их анализа. Несмотря на выраженные некоторыми авторами сомнения в правильности понимания объема ряда таксонов, этот труд в общем поддерживает установленную на 20 лет ранее систему Cronquist (1955), согласно которой исходной и наиболее примитивной группой считается триба подсолнечниковых (*Heliantheae*), а самым близким к сложноцветным семействам — *Rubiaceae*.

С тех пор в нашем понимании произошла настоящая революция систематики и внутренних, и внешних связей (родства) сложноцветных. Причин этой революции две — применение методов кладистического анализа и развитие молекулярной систематики, которая предоставила совершенно новый источник сравнительных данных. Вместе они образовали мощный инструмент для определения систематических групп и выяснения их связей на всех уровнях таксономической иерархии. Однако эта революция началась еще в «домолекулярное» время именно тогда, когда появилась в свет важная работа П. П. Полякова (1967). Система Полякова, основанная исключительно на морфологических признаках, ближе всех прежних систем стоит к современному пониманию эволюционных связей между трибами сложноцветных и свидетельствует о глубоком понимании автором морфологических признаков и их систематического значения. Поляков пришел к выводу, что трибы *Anthemideae*, *Astereae* (включая *Eupatorieae*), *Senecioneae* (включая *Calenduleae*), *Inuleae* (включая *Gnaphalieae*) и, может быть, *Filagineae* составляют монофилетическую группу, трибы *Mutisieae*, *Arctotideae*, *Cynareae* и *Vernonieae* произошли от предковых сложноцветных более или менее независимо друг от друга и от вышеуказанной группы триб. В значительной степени его заключения совпадают с результатами современной молекулярной систематики. S. Carlquist (1976), на основании многолетних и тщательных исследований по анатомии древесин сложноцветных, и G. Wagenitz (1976) независимо друг от друга представили обоснованные схемы разделения семейства на 2 подсемейства, отличающиеся друг от друга только положением трибы *Eupatorieae*, которую Wagenitz включает в подсем. *Asteroideae*, а Carlquist — в *Cichorioideae*. Позже H. Robinson (1977) выяснил связи триб *Vernonieae* и *Eupatorieae* и убедительно показал, что по морфологическим признакам эти трибы стоят далеко друг от друга, триба *Eupatorieae* должна быть включена в подсем. *Asteroideae*, близко к трибе *Heliantheae*. В отличие от представлений Hoffmann и других выделение триб в подсемействах *Cichorioideae* и *Asteroideae* у Carlquist и Wagenitz в большой степени соответствует современному пониманию этих групп.

В отношении филогенетических связей сложноцветных с другими семействами уже в 1966 г. А. Л. Тахтаджян (1966) считает, что наиболее близко к сложноцветным стоит сем. *Calyceraceae* и обращает внимание на то, что у них много общего (в том числе и в химизме) с *Goodeniaceae* и *Campanulales*. Это положение подтверждается современными молекулярными данными и морфологическим кладистическим анализом.

Недавно появился довольно подробный обзор морфологических, химических и экологических признаков сложноцветных в связи с их систематикой (Камелин, 2000), в котором и обсуждаются важные вопросы системы семейства на уровне подсемейства, трибы и подтрибы, причем автор излагает ряд интересных и оригинальных идей. Для познания основных особенностей мира сложноцветных мы рекомендуем читателю обратиться к этой работе.

Систематическое положение и филогенетические связи сложноцветных

За последние годы систематические связи сложноцветных выяснились главным образом с помощью молекулярной систематики (Olmstead et al., 1993; Chase et al., 1993; Michaels et al., 1993; Gustafsson et al., 1996; Jansen, Kim, 1996; Albach et al., 2001), результаты которой подтверждаются и морфологическим кладистическим анализом (Gustafsson, Bremer, 1995; Hansen, 1997). Сейчас имеется достаточно убедительное доказательство того, что семейства *Calyceraceae*, *Goodeniaceae* (включая *Brunoniaceae*) и *Menyanthaceae* являются следующими одно за другим сестринскими семействами сложноцветных. Эти 4 семейства составляют монофилетическую сестринскую группу второго довольно большого ряда семейств, состоящего из *Aleuosmiaceae*, *Phellinaceae*, *Argophyllaceae*, *Donatiaceae*, *Stylidiaceae* и *Campanula-*

ceae (включая *Lobeliaceae*). Представители этих двух групп связаны общими химическими признаками (наличием инулина и кофейной кислоты) и сходными путями развития (морфогенеза) цветков. Вместе с более далекими семействами *Carpodetaceae*, *Rousseaceae* и *Pentaphragmataceae* они составляют порядок *Asterales*.

Группа *Menyanthaceae—Compositae* определяется основной лестничной перфорацией элементов сосудов, наличием у большинства представителей склерифицированных идиобластов, отсутствием гаустория у эндосперма, двухъядерными пыльцевыми зернами и клетками тапетума, производством средств химической защиты путем мевалоната и соединением боковых жилок соседних лепестков до того, как они раздваиваются и соединяются с центральной жилкой каждого лепестка на верхушке долей венчика. Семейства *Compositae*, *Calyceraceae* и *Goodeniaceae* связаны между собой наличием раздваивающихся столбиков в оболочке пыльцевых зерен и (по крайней мере у некоторых представителей) антеропода. У подсем. *Barnadesioideae* семейств *Compositae* и *Calyceraceae* имеется несколько синапоморфий: структура спородермы, соединение пыльцевых зерен в полленкит, некоторые признаки микроструктуры пыльника, одногнездная завязь, видоизмененная чашечка и механизм распространения пыльцы.

Исходные формы паппуса, цветоложа и венчика у сложноцветных

Было установлено, что сестринской группой сложноцветных является сем. *Calyceraceae* и подсем. *Barnadesioideae* — сестринская группа всех других сложноцветных (Jansen, Palmer, 1987, 1988; Bremer, Jansen, 1992); следовательно, их можно использовать в кладистическом анализе как функциональные внешние группы. Это позволяет с применением метода внегруппового сравнения (Шаталкин, 1988) ответить на некоторые до сих пор спорные вопросы. Например, сейчас стало ясно, что исходная форма паппуса — хохолок из многочисленных чешуй или щетинок, цветоложа — цветоложе без чешуй, венчика — трубчатый актиноморфный венчик с пятью сходными лопастями. Другие формы паппуса и венчика и наличие чешуй на цветоложе (Stuessy, Spooner, 1988) приходится считать вторичными и более продвинутыми признаками. Очевидно, что цветоложе с чешуями возникало независимо у разных триб сложноцветных, например у *Cynareae*, *Vernonieae*, *Cichorieae*, *Inuleae*, *Heliantheae*, *Anthemideae*. Чешуя часто появляется на цветоложе в виде общего с цветком примордия или после появления примордия самого цветка, редко примордии чешуй появляются первыми.

Порядок появления примордиев частей цветка следующий: 1) венчик, 2) андроцея, 3) гинецея. Примордии паппуса могут появляться на любой стадии развития цветка, а иногда они появляются первыми. Это свидетельствует о том, что паппус — это гомолог не самой чашечки, а, скорее, периферических структур (энациев или выростов) чашечки. В некоторых случаях примордии паппуса появляются очень поздно в онтогенезе цветка в виде выростов вокруг вершины завязи; такие формы паппуса вряд ли гомологичны тем, которые возникают на более ранних стадиях развития цветка, и представляют собой своего рода новообразования (Harris, 1995; Leins, Erbar, 2000).

Исходным типом корзинки считается отдельная, простая, многоцветковая, с оберткой из многих рядов свободных, очередных, черепитчатых листочков. Корзинка (Harris, 1999) — это редуцированное кистеобразное соцветие, в эволюции которого огромную роль играла, вероятно, неотения.

Возраст сложноцветных

Самыми ранними точно определенными и датированными находками ископаемых сложноцветных являются пыльцевые зерна из раннего олигоцена запада США, среднего олигоцена Чили и Центральной Европы и позднего олигоцена Северной

Америки (Graham, 1996). Так как эти находки состоят из сравнительно продвинутых типов и находятся на разных континентах, можно считать, что сложноцветные возникли в конце эоцена или в начале олигоцена, т. е. 38 млн лет назад. Это хорошо соответствует времени отделения сем. *Goodeniaceae* и групп *Calyceraceae* и *Compositae* от их общих предков, которое датируется как 48 ± 5 млн лет назад (DeVore, Stuessy, 1995). По молекулярным данным (Bremer, Gustafsson, 1997) возраст сложноцветных также оценивается по крайней мере в 38 млн лет. По сравнению с возрастом одного из самых древних кладов покрытосеменных, *Nymphaeales*, — 115—125 млн лет, семейство сложноцветных является сравнительно молодой группой.

Внутренние секреторные системы у сложноцветных

У сложноцветных встречаются две внутренние секреторные системы — членистые млечники (или млечные клетки) и схизогенные секреторные (смоляные) канальцы. У астровых триб секреторные канальцы обычно присутствуют в корнях, корневищах, побегах и листьях, а млечные клетки встречаются редко. У неастровых триб по-разному выражаются и млечники (или млечные клетки), и секреторные канальцы. Млечники характеризуют трибу *Cichorieae*, у которой секреторные канальцы встречаются редко, и наблюдаются также (или заменяются млечными клетками) у некоторых родов в трибах *Mutisieae* и *Cynareae* (особенно родства *Echinops* L., *Xeranthemum* L., *Carlina* L., *Carduus* L.), у *Warionia* Benth. et Coss. (*Carduoideae* incertae sedis), у *Gundelia* L. (*Gundelieae*), некоторых представителей *Arctotideae* и большинства представителей *Liabeae* (Carlquist, 1966, 1976).

Основные типы пыльцевых зерен у сложноцветных

У пыльцы сложноцветных наблюдаются два основных типа стратификации экзины — лактуковый (у неастровых триб) и астровый (Vezey et al., 1994). Астровый тип определяется наличием двойного тектума. Этот признак является синапоморфией астровых триб и не встречается у неастровых. У лактукового типа есть два варианта скульптуры поверхности экзины — мелкошиповатый и шиповатый. Признак мелкошиповатых пыльцевых зерен является плезиоморфным у сложноцветных и разделяется ими с *Calyceraceae* и некоторыми другими близкими семействами (Hansen, 1991a). Такие пыльцевые зерна встречаются у *Barnadesioideae*, *Mutisioideae*, у большинства представителей трибы *Tarchonantheae* и у немногих представителей трибы *Cynareae*. Апоморфное шиповатое состояние, очевидно, возникало независимо по крайней мере три раза — в трибе *Tarchonantheae* у родов родства *Pleiotaxis* Steetz, в кладе *Warionia* — *Cynareae* (тип *Serratula* L.) и у вернониевой группы триб (т. е. *Cichorioideae* и *Asteroideae*). Вторичная потеря шипов встречается довольно часто, особенно у представителей групп с сетчатой скульптурой экзины (Blackmore, 1986) и ветроопыляемых растений.

Основные типы венчика у сложноцветных

На основании типа примордия можно выделить три основных типа венчика: 1) двугубые, псевдогубые (у *Barnadesioideae*), язычковые и актиноморфные венчики обоеполых цветков — примордии радиально-симметрические, обычно пятиугольные — кольцевидные, сходные на ранних стадиях развития, порядок появления примордиев на цветоложе строго акропетальный; 2) лучевые и зигоморфно-воронковидные венчики краевых пестичных или стерильных цветков — примордии треугольные или билатерально-симметрические, развитие, а иногда и появление этих примордиев задерживается по сравнению с цветками диска; 3) нитевидные, на верхушке

усеченные, мелколопастные или мелколучевые венчики пестичных цветков — примордии всегда кольцевидные, маленькие, никаких следов тычинок нет, порядок появления и развития примордиев акропетальный, базипетальный, одновременно тот и другой, или синхронный.

Различие между двугубыми, язычковыми и трубчатыми актиноморфными венчиками возникает довольно поздно в ходе развития цветка и не представляет собой фундаментального изменения онтогенеза. Примордии лучевых цветков на ранних стадиях развития сходны у представителей и астровых, и неастровых триб. Развитие лучевых цветков типа *Mutisia* L. f. менее всего отличается от развития обоеполых типов цветков (Harris, 1995; Leins, Erbar, 2000).

Подсемейства и трибы сложноцветных

Сем. *Compositae* делится на две монофилетические группы чрезвычайно неравного объема — небольшое южноамериканское подсем. *Barnadesioideae* и все другие подсемейства, которые здесь называются небарнадезиевыми (Jansen, Palmer, 1987; Jansen et al., 1991; Bremer, Jansen, 1992; Kim et al., 1992; Kim, Jansen, 1995). Небарнадезиевые в свою очередь разделяются на четыре якобы монофилетические группы, которые рассматриваются и как подсемейства, — *Mutisioideae*, *Carduoideae*, *Cichorioideae*, *Asteroideae*. Самым большим и самым продвинутым из них является *Asteroideae*, которое состоит из триб *Inuleae* (включая *Plucheeae*), *Heliantheae* (включая *Ambrosieae*, *Eupatorieae*, *Helenieae*, *Tageteae*), *Gnaphalieae* (включая *Filagineae*), *Astereae*, *Anthemideae*, *Calenduleae*, *Senecioneae*. Сестринской группой *Asteroideae* является подсем. *Cichorioideae*, которое состоит из триб *Moquinieae*, *Vernonieae*, *Liabeae*, *Cichorieae*, *Gundelieae*, *Arctotideae*. Подсемейства *Asteroideae* и *Cichorioideae* вместе составляют монофилетическую группу, которую можно называть вернониевой группой триб, монофилия которой подтверждается рядом молекулярных и морфологических признаков (Bremer, 1996; Jansen, Kim, 1996). На основе молекулярных и морфологических данных можно выделить еще два подсемейства, *Carduoideae* с трибами *Tarchonantheae* и *Cynareae* (включая *Carlineae* и *Echinopseae*) и базальное для небарнадезиевых подсем. *Mutisioideae*, состоящее из одной трибы *Mutisieae* в узком смысле. Возможно, что *Mutisioideae* и *Carduoideae* вместе составляют сестринскую группу вернониевых триб (т. е. *Cichorioideae* и *Asteroideae*), а пока не исключена возможность того, что триба *Tarchonantheae* парафилетическая по отношению к вернониевой группе. Искусственную группу, состоящую из подсемейств *Mutisioideae*, *Carduoideae* и *Cichorioideae*, можно назвать неастровой группой триб.

Подсем. *Barnadesioideae* (Gustafsson et al., 2001; Urtubey, Stuessy, 2001) определяется наличием у всех представителей обильных своеобразных трехклеточных простых волосков на всех органах цветков и некоторыми признаками структуры эпидермы семенной кожуры (Grau, 1980) и оболочки пыльцевых зерен (Hansen, 1991a, 1991b; Urtubey, Telleria, 1998; Zhao et al., 2000). Это подсемейство состоит из одной трибы *Barnadesieae*, 9 родов и 88 видов, которые распространены в Южной Америке и у которых очень разные жизненные формы — деревья, кустарники, многолетние и однолетние травы.

Небарнадезиевые сложноцветные определяются наличием отсутствующей у барнадезиевых и всех других покрытосеменных инверсии в хлоропластной ДНК (Jansen, Palmer, 1987) и наличием так называемых двойных волосков на семянках и паппуса из щетинок, хотя эти морфологические признаки подвергаются трансформации, обратной трансформации и потере. Подсем. *Mutisioideae* разделяет с *Barnadesioideae* некоторые плезиоморфии, например особые типы микроскульптуры наружных стенок клеток адаксиальной эпидермы лепестков и мелкошиповатые пыльцевые зерна (Hansen, 1991a). Возможными синапоморфиями мутизиевых являются завитые лопасти адаксиальной (задней) губы двугубого венчика и наличие пучка очень маленьких волосков на верхушках лопастей венчика (Hansen, 1991b). Подсемейство состоит из

54 родов, которые распространены главным образом в Новом Свете. В Старом Свете представлены лишь немногие роды родства *Gerbera* L. — *Gerbera* (включая *Piloselloides* (Less.) C. Jeffrey), *Leibnitzia* Cass., *Perdicium* L., *Uechtritzia* Freyn и монотипный род *Amblysperma* Benth. в юго-западной Австралии (Hind, 2001). Кроме представителей единственной в подсемействе трибы *Mutisieae* в подсемейство включены некоторые базальные роды, систематическое положение и родство которых пока не выяснены, — *Stifftia* J. C. Mikan, *Wunderlichia* Riedel ex Benth., *Stenopadus* S. F. Blake и др.

Подсем. *Carduoideae* определяется постоянным наличием утолщения стенок эпидермальных клеток семенной кожуры типа *Gochnatia* Kunth (Grau, 1980; Dittrich, 1996; Häffner, 2000) или его трансформированных производных. Из двух триб *Carduoideae* базальной и, может быть, парафилетической трибой является *Tarchonantheae*, некоторые представители которой разделяют плезиоморфные состояния признаков с *Mutisioideae*. К этой трибе в широком смысле принадлежат не только африканские роды *Brachylaena* R. Br. и *Tarchonanthus* L., но и ряд ранее относившихся к трибе *Mutisieae* родов Старого Света, в том числе *Nouelia* Franch., *Ainsliaea* DC. (включая *Diaspananthus* Miq.), *Catamixis* T. Thoms., *Leucomeris* D. Don., *Myripnois* Bunge, *Pertya* Sch. Bip. (включая *Macroclinidium* Maxim.), *Adenocaulon* Hook. и *Eriachaenium* Sch. Bip. (Katinas, 2000). Более продвинутая и монофилетическая (Kim et al., 1992; Susanna et al., 1996; Petit, 1997; Häffner, Helwig, 1999; Häffner, 2000; Petit et al., 2000) триба *Cynareae* объединяет примерно 75 родов. У представителей этой трибы чаще всего отсутствуют двойные волоски на семянках. Кроме представителей двух триб *Tarchonantheae* и *Cynareae* в подсемействе *Carduoideae* есть некоторое число родов, систематическое положение и родство которых не ясны, — это *Warionia* Benth. et Coss., *Platycarpha* Less., *Dipterocome* Fisch. et C. A. Mey. и *Cavea* W. W. Sm. et J. K. Small.

Вернониевая группа триб определяется удалением 6 пар оснований у гена ndhF (Kim, Jansen, 1995), и ее монофилия хорошо подтверждается рядом других молекулярных и морфологических данных (Karis et al., 1992). Из двух составляющих эту группу подсемейств *Cichorioideae* довольно хорошо подтверждается молекулярными данными, но слабо характеризуется морфологически; наличие длинных, острых лопастей столбика, может быть, является синапоморфией, а если так, то необходимо допустить, что этот признак подвергается обратной трансформации. Сестринскогрупповые связи между трибами подсем. *Cichorioideae* в основном пока не выяснены. Однако известно, что трибы *Moquinieae*, *Vernonieae*, *Liabeae*, *Cichorieae* и *Gundelieae* разделяют существенно одинаковый основной тип пыльцевых зерен (Stix, 1960), а *Vernonieae* и *Liabeae*, по-видимому, являются сестринскими группами (Jansen, Kim, 1996) и объединяются с *Cichorieae* общей формой лопастей столбика и тангентальным расположением цветков на цветоложе. Интересно, что изменения формы столбика и его лопастей у *Carduoideae* и *Cichorioideae* составляют подобие двух гомологических рядов, в которых наблюдаются параллельные сходные формы, например у некоторых представителей триб *Cynareae* (*Carduoideae*) и *Arctotideae* (*Cichorioideae*).

Триба *Moquinieae* состоит из 2 монотипных родов из Бразилии — *Moquinia* DC. и *Pseudostifftia* H. Robins. (Robinson, 1994). Триба стоит близко к *Vernonieae*, от которой отличается формой столбика (с утолщениями под лопастями, более или менее как у *Arctotideae*) и деталями структуры экзины.

У большинства из 118 родов трибы *Vernonieae* в корзинке только трубчатые цветки, а у *Stokesia* L'Herit. и родов родства *Elephantopus* L. — только язычковые. По палинологическим (Marticorena, Parra, 1975) и молекулярным (Kim et al., 1998) данным, эндемичный для Гавайских о-вов апомиктный род *Hesperomannia* A. Gray относится к трибе *Vernonieae*, к родству *Gymnanthemum* Cass.

Триба *Liabeae* состоит из 186 видов (в 16 родах), распространенных в горных неотропических районах. Эта триба разделяет с другими трибами подсемейства длинные лопасти венчиков диска, непрерывные рыльцевые поверхности по всей адаксиальной стороне лопастей столбика, прикрепление пыльника к нити тычинки

спинкой и шаровидные пыльцевые зерна (Robinson, 1983; Robinson, Marticorena, 1986; Funk et al., 1996).

Также разделяет эти признаки, характеризующие подсем. *Cichorioideae*, и триба *Cichorieae*, хотя на основании постоянного у всех представителей наличия только язычковых цветков в корзинке и обильных млечников она раньше считалась систематиками единственной трибой подсем. *Cichorioideae*.

Триба *Gundelieae* содержит лишь один монотипный род *Gundelia* L. и стоит ближе всего к трибе *Cichorieae* (Karis et al., 2001). У *Gundelia* корзинки состоят лишь из одного цветка и соединяются во вторичные сростноголовки, образованные одной центральной плодущей корзинкой с 5 сросшимися листочками обертки и 5—7 окружающими ее бесплодными корзинками, каждая из которых с двумя сросшимися листочками. В свою очередь эти вторичные сростноголовки образуют густое овальное соцветие третьего порядка (Classen-Bockhoff et al., 1989) из 20—40 вторичных сростноголовок.

Роды *Gymnarrhena* Desf. и *Heterolepis* Cass. (Ahlstrand, 1992), по-видимому, относятся к подсем. *Cichorioideae*. Их систематическое положение не ясно; возможно, что *Heterolepis* Cass. относится к трибе *Arctotideae*.

По молекулярным данным — анализу последовательностей гена ndhF (Jansen, Kim, 1996) — у астровых три главных клада: 1) *Inuleae*, *Heliantheae*; 2) *Gnaphalieae*, *Calenduleae*, *Anthemideae*, *Astereae*; 3) *Senecioneae*, однако, как у *Cichorioideae*, у *Asteroideae* сестринскогрупповые связи между трибами далеко не установлены (Karis, 1993; Bayer, Starr, 1998). Некоторые молекулярные, морфологические и химические данные, например наличие производных соединений умбелиферона и своеобразное отсутствие 13С пентаена, указывают на то, что *Anthemideae* и *Astereae* могут быть сестринскими группами. У *Inuleae* и *Heliantheae* общие типы ацетиленовых соединений и сходные типы сесквитерпеновых лактонов, обе эти трибы сближаются с трибой *Calenduleae* наличием особых дитерпенов и пренилированных р-оксиацетофенонов (Zdero, Bohlmann, 1990). Самостоятельность трибы *Gnaphalieae* (187 родов) подтверждается не только молекулярными, но и морфологическими данными, например отсутствием смоляных канальцев в воздушных стеблях и ветвях и особой стратификацией экзины пыльцевых зерен. У многих гнафалиевых, особенно у родов родства *Angianthus* J. C. Wendl. и *Filago* L., встречаются сложные головковидные соцветия второго порядка (сростноголовки), состоящие из тесно сближенных, часто редуцированных и упрощенных корзинок.

Монофилия трибы *Heliantheae* в широком смысле хорошо подтверждается молекулярными данными и наличием в перикарпии особого слоя фитомеланина, который является синапоморфией трибы (хотя он вторично отсутствует у некоторых ее представителей). Группы родов родства *Blepharispermum* Wight ex DC. (Eriksson, 1991), родства *Tagetes* L., *Flaveria* Juss., родства *Helenium* L., родства *Coreopsis* L., родства *Eupatorium* L., которые иногда трактуются систематиками как отдельные трибы, тем не менее являются представителями трибы *Heliantheae*. Если бы эти группы рассматривались как самостоятельные трибы, то было бы необходимо принимать еще несколько таких триб (т. е. группы родов родства *Bahia* Lag., родства *Chaenactis* DC., родства *Madia* Molina, родства *Perityle* Benth., родства *Neurolaena* R. Br., родства *Galinsoga* L. и родства *Helianthus* L. sensu stricto), которые отличались бы друг от друга довольно мелкими признаками по сравнению с различиями между другими общепринятыми астровыми трибами. Эту проблему лучше было бы разрешить изменением ранга этих таксонов на ранг надподтрибы в соответствии со ст. 4.3 МКБН (Greuter et al., 2000). Так, например, можно было бы сохранить ранг для подтриб бывшей трибы *Eupatorieae* внутри *Heliantheae* sensu lato, подчиненных надподтрибе *Eupatoriodinae*. Группа амброзиевых отличается рядом довольно существенных аутапоморфией и поэтому иногда выделяется как самостоятельная триба и даже подсемейство; однако нет сомнения в том, что она является внутренней группой трибы *Heliantheae* в узком смысле. Аутапоморфии имеют место в систематике, и это место — описания таксонов; но они не являются основаниями для выделения таксонов более

высокого ранга. Выделение амброзиевых в самостоятельное подсемейство сделало бы подсем. *Asteroideae* парафилетическим и разрушило бы его монофилию.

В подсем. *Asteroideae* еще остаются роды, систематическое положение которых не ясно: *Callilepis* DC. (?*Astereae*), *Centipeda* Lour. (?*Astereae*), *Ceratogyne* Turcz. (?*Astereae*), *Feddea* Urb., *Haastia* Hook. f., *Ischnea* F. Muell. (?*Senecioneae*), *Nanothamnus* T. Thoms., *Novenia* S. F. Freire, *Symphyllocarpus* Maxim.

Подтрибы сложноцветных

Объем и классификация подтриб сложноцветных в настоящее время весьма нестабильны и подвергаются резким изменениям. Для большинства триб пока нет удовлетворительной и общепринятой системы подтриб.

Хотя большинство родов трибы *Mutisieae* разделяется на две группы — родства *Mutisia* Linn. f. и родства *Nassauvia* Comm. ex Juss., тем не менее остаются роды, систематическое положение и родство которых пока не выяснены (Jansen, Palmer, 1988; Karis et al., 1992).

Исследования трибы *Cynareae* (Susanna et al., 1995; Wagenitz, Hellwig, 1996; Petit, 1997; Häffner, Hellwig, 1999; Garcia-Jacas et al., 2000; Häffner, 2000) указывают на то, что подтриба *Carduinae* в общепринятом смысле является парафилетической по отношению к подтрибе *Centaureinae*. В трибе обнаружены семь главных кладов — родство *Carlina* L., родство *Echinops* L., *Xeranthemum* L., род *Berardia* Vill., родство *Serratula* L., *Centaurea* L. («*Centaureinae*»), родство *Jurinea* Cass., *Saussurea* DC., *Cousinia* Cass., родство *Onopordum* L., *Olgaea* Iljin и родство *Carduus* L., *Cirsium* Mill., *Cynara* L. Систематическое положение родов *Stahaelina* L., *Cardopatium* Juss. и *Cousiniopsis* Nevski пока не ясно.

В трибе *Vernonieae* базальное положение, по-видимому, занимает род *Distephanus* Cass., единственный в трибе с желтыми цветками, но разработанная H. Robinson (1999a, b) система подтриб, наверно, нуждается в совершенствовании (Keeley, Jansen, 1995).

В трибе *Cichorieae* (Whitton et al., 1995; Kim et al., 1996) морфологическими и молекулярными данными хорошо определяются три главных клада — род *Scolymus* L., родство *Scorzonera* L. и все другие представители трибы. Из последних, возможно, будут выделены более мелкие монофилетические группы, например роды родства *Hyoseris* L. и роды Нового Света родства *Microseris* D. Don, *Stephanomeria* Nutt.; родовой состав подгрупп большой группы родства *Crepis* L. — родства *Sonchus* L., *Dendroseris* D. Don, родства *Hypochaeris* L., родства *Lactuca* L., *Cichorium* L., родства *Crepis* L. в более узком смысле и родства *Hieracium* L. — пока нуждается в уточнении.

Триба *Arctotideae* делится на три подтрибы — *Eremothamninae*, *Gorteriinae* и *Arctotidinae*, монофилия которых более или менее установлена молекулярными, морфологическими и онтогенетическими данными (Karis et al., 2001).

Триба *Inuleae* (Anderberg, 1991a, b) состоит из 64 родов, из которых примерно 30 (родства *Inula* L., *Buphthalmum* L.) характеризуются наличием одного большого кристалла оксалата кальция в каждой клетке экзокарпия. Монофилия этой группы доказывается и молекулярными данными — анализом последовательностей генов ITS и ndhF (Kim, Jansen, 1995; Eldenäs et al., 1998, 1999). Вероятно, группа родов родства *Pluchea* Cass. также является монофилетической, но определение объема подтриб в трибе *Inuleae* пока нуждается в дальнейших исследованиях. К трибе *Inuleae* относятся роды *Cratystylis* S. Moore и *Pseudoblepharispermum* Lebrun et Stork.

В трибе *Heliantheae* в последнее время выделялось большое количество маленьких подтриб (Stuessy, 1977; Turner, Powell, 1977; Robinson, 1981), в том числе в группе родства *Eupatorium* L. (King, Robinson, 1987), которая этими авторами трактуется как отдельная триба. Однако новые молекулярные данные (Karis, 1993; Jansen, Kim, 1996; Panero et al., 1999; Baldwin, Wessa, 2000a; Schmidt, Schilling, 2000; Ito et al.,

2001) показывают, что понимание этих таксонов нуждается в изменении, так как многие из них являются парафилетическими или даже полифилетическими. Базальным кладом *Heliantheae* является группа родства *Blepharispermum* Wight ex DC. К трибе также относятся роды *Pelucha* S. Wats. (Baldwin, Wessa, 2000b) и *Anisopappus* Hook. et Arn.

Триба *Gnaphalieae* была разделена Anderberg (1991c) на 6 подтриб, но они сейчас нуждаются в кардинальной переработке в свете новых молекулярных данных (Bayer, Puttock, 1999; Bayer et al., 2000). Род *Printzia* Cass. относится, скорее, к трибе *Astereae*, а род *Anisochaeta* DC. — к *Gnaphalieae*.

Триба *Astereae* по-разному разделяется на подтрибы на основании морфологических признаков (Zhang, Bremer, 1993; Nesom, 1994), но системы этих исследователей не полностью согласуются с результатами молекулярных исследований (Lane et al., 1996; Noyes, Riesberg, 1999). Оказывается, что роды южного полушария являются базальными, и это свидетельствует о возможности гондванского происхождения трибы. То же самое можно сказать о ее предполагаемой сестринской группе — трибе *Anthemideae*. Недавно установленные K. Bremer и C. J. Humphries (1993) подтрибы во многих случаях не представляют собой монофилетических групп; здесь южные (южноафриканские) роды также занимают базальные положения (среди них и своеобразная по химизму группа родства *Ursinia* Gaertn.), а роды северного полушария составляют продвинутую монофилетическую группу, в том числе множество составляющих определенный подклад (subclade) преимущественно средиземноморских родов (Francisco-Ortega et al., 1997; Oberprieler, Vogt, 2000; Watson et al., 2000). Эта триба содержит 114 родов, включая *Allardia* Decne, 1836 (syn. *Waldheimia* Kar. et Kir., 1842).

За исключением некоторых базальных родов, например *Corymbium* L. (Jansen, Kim, 1996), *Abrotanella* Cass., *Crocidium* Hook., *Blennosperma* Less. (Swenson, Bremer, 1999), большинство родов трибы *Senecioneae*, которая объединяет 135 родов, распределяется на две крупные группы — группа родства *Tussilago* L. и *Parasenecio* W. W. Sm. et Small (syn. *Cacalia* auct., non *Cacalia* L. nom. rejec.), у представителей которой основное хромосомное число x = 30 (с нисходящим анеуплоидным рядом с числами 29, 28, 27, 26, 25, 24), и группа родства *Senecio* L., у которой синапоморфией является особая булавовидная (балясиновидная) форма антеропода, вздутого и расширенного в нижней части, с увеличенными клетками. Кроме этих двух главных групп, родство некоторых групп и родов пока не ясно, например группы родов родства *Adenostyles* Cass. (syn. *Cacalia* L. nom. rejec.) и рода *Packera* A. et D. Löve. Синапоморфией родов родства *Adenostyles* Cass., которые распространены главным образом на Кавказе, является четырехчленность венчика и андроцея; у этой группы также наблюдается нисходящий анеуплоидный ряд, с числами x = 22, 20, 19, 17—15, 12. Возможно, что эта группа стоит ближе к группе родства *Tussilago* — *Parasenecio*, чем к группе родства *Senecio*. Род *Packera*, который насчитывает примерно 60 видов, распространенных главным образом в Мексике и Северной Америке (Freeman, Barkley, 1995; Barkley et al., 1996; Barkley, 1999), очень обособлен и стоит далеко от *Senecio* и еще дальше от *Tephroseris* (Reichenb.) Reichenb.; на территории Российской Федерации произрастает один вид — *Packera resedifolia* (Less.) A. et D. Löve (syn. *Cineraria heterophylla* Fisch., 1812, nom. illegit., non Ortega, 1798; *Tephroseris heterophylla* Konechn., 1981; *Packera heterophylla* (Konechn.) E. Wiebe, 1997). Очевидно, что выяснение объема и эволюционных связей подтриб в трибе *Senecioneae* и положения в системе многих ее родов требует дальнейших морфологических и молекулярных исследований.

Проблемы на уровне рода

Одна из самых острых проблем систематики сложноцветных состоит в том, что у многих триб имеются крупные парафилетические или даже полифилетические роды, так называемые роды-ядра (core genera), в составе которых находится множест-

во видов, стоящих ближе к типовым видам других давно общепринятых родов, чем к типовому виду данного крупного рода. Хорошими примерами могут служить *Centaurea* L. и *Cirsium* L. из артишоковых, *Sonchus* L. и *Lactuca* L. из цикориевых, *Vernonia* Schreb. из вернониевых, *Gnaphalium* L. и *Helichrysum* L. из гнафалиевых, *Aster* L., *Erigeron* L. и *Conyza* L. из астровых, *Senecio* L. из крестовниковых и *Eupatorium* L. из подсолнечниковых. Когда такие роды трактуются в общепринятом до сих пор смысле, то у них нет никаких определяющих признаков — синапоморфий, кроме тех, которые являются общими для трибы целиком. Поэтому предлагаемое читателю такое понимание объема рода (например, рода *Senecio*), при котором он как будто бы представляет собой естественную монофилетическую группу, противоречит одному из основных принципов науки — принципу парсимонии. Примером может служить недавно опубликованная статья, посвященная обзору кавказских видов рода *Senecio* (Меницкий, Конечная, 2001). Ю. Л. Меницкий и Т. Ю. Конечная (2001) включают в *Senecio* и род *Tephroseris*, и все кавказские виды родов группы родства *Adenostyles*, которые они распределяют между тремя секциями. Так как род *Tephroseris* относится не к группе родства *Senecio*, а к группе родства *Tussilago* — *Parasenecio* (Bremer, 1994; Kadereit, Jeffrey, 1996), совершенно непонятно, почему эти авторы не включили в род *Senecio* в своем понимании кавказские виды других родов этой группы, т. е. *Doronicum* L., *Tussilago* L., *Petasites* L. Если бы они так сделали, то род *Senesio* был бы по крайней мере монофилетическим, а не парафилетическим, хотя в таком случае было бы необходимо включить в объем рода *Senecio* практически все роды трибы. Между прочим, sect. *Oliganthi* Boiss. не такая «монолитная», какой считают ее названные авторы, так как она включает в себя вид *S. othonnae* M. Bieb., сильно отличающийся от других видов этой секции (и от всех родов группы родства *Adenostyles*) пятичленным венчиком и щетинистоволосистыми семянками и относящийся, скорее всего, к секц. *Erucifolii* (Rouy) E. Wiebe рода *Jacobaea* Mill. (Jeffrey, 1992, sub *Senecione*; Вибе, 2000). В подтверждение правильности своего понимания *Senecio* эти авторы цитируют T. M. Barkley (1985), который уже давно отказался от широкой трактовки рода *Senecio* (Barkley et al., 1996; Barkley, 1999).

В настоящее время активно происходит перестройка представлений и в отношении других подобных родов-ядер. Например, *Centaurea* L. охватывает ныне 25, а не 500 видов, а многие (примерно 250) виды бывшего *Centaurea* s. l. (у которых пыльца типа *Jacea* Mill., в том числе виды родов *Chartolepis* Cass., *Cheirolophus* Cass., *Grossheimia* Sosn. et Takht., *Tomanthea* DC.) должны быть перенесены в род *Cnicus* L., с которым они разделяют ряд синапоморфий (Агабабян, 1992; Wagenitz, Hellwig, 1996; Garcia-Jacas et al., 2000), если не будет одобрено предложение (Greuter et al., 2001) по консервации названия *Centaurea* с другим типом; *Vernonia* Schreb. — ныне 22 (а не 1000) видов Нового Света, преимущественно североамериканских (Robinson, 1999a, b); *Eupatorium* L. — ныне 48, а не 500 видов (King, Robinson, 1987; Schilling et al., 1999; Schmidt, Schilling, 2000). Установлена парафилетичность других крупных родов, например *Sonchus* L. (Kim et al., 1996), *Lactuca* L. (Koopman et al., 1998), *Aster* L. (Lane et al., 1996; Noyes, Riesberg, 1999), *Erigeron* L. (Noyes, 2000).

Система сложноцветных

Семейство ***Compositae*** Adans., 1763, Fam. Pl. 2 : 103, nom. alt. et cons.—***Asteraceae*** Martinov, 1820, Техно-бот. словарь : 55, nom. cons.

Подсемейство I. ***Barnadesioideae*** (D. Don) Bremer et Jansen, 1992, Ann. Missouri Bot. Gard. 79 : 414.

Триба 1. ***Barnadesieae*** D. Don, 1830, Trans. Linn. Soc. London, 16 : 273.

Подсемейство II. ***Mutisioideae*** (Cass.) Lindl. 1829, in J. C. Loudon, Encycl. Pl.: 1074.

Триба 1. ***Mutisieae*** Cass., 1919, J. Phys. Chim. Hist. Nat. 88 : 199.

Подсемейство III. ***Carduoideae*** Cass. ex Sweet, 1826, Hort. Brit.: 213.
Триба 1. ***Tarchonantheae*** Kostel., 1833, Allg. Med.-Pharm. Fl. 2:668.
Триба 2. ***Cynareae*** Lam. et DC., 1806, Syn. Pl. Fl. Gall.: 267 (syn. *Carlineae* Cass., 1819, J. Phys. Chim. Hist. Nat. 88:152; *Echinopseae* Cass., 1819, loc. cit.: 157; *Cardueae* Cass., 1819, loc. cit.: 155).
Подсемейство IV. ***Cichorioideae*** (Juss.) Chev. 1828, Fl. Gen. Env. Paris 2:531 (syn. *Lactucoideae* Lindl., 1829, in J. C. Loudon, Encycl. Pl.: 1073).
Триба 1. ***Moquinieae*** H. Robins., 1994, Taxon, 43:34.
Триба 2. ***Vernonieae*** Cass., 1819, J. Phys. Chim. Hist. Nat. 88:203.
Триба 3. ***Liabeae*** (Cass. ex Dumort.) Rydb., 1927, N. Amer. Fl. 34, 4:289.
Триба 4. ***Cichorieae*** Lam. et DC., 1806, Syn. Pl. Fl. Gall.: 255 (syn. *Lactuceae* Cass., 1819, J. Phys. Chim. Hist. Nat. 88:151).
Триба 5. ***Gundelieae*** DC. ex Lecoq et Juillet, 1831, Dict. Rais. Term. Bot.: 306.
Триба 6. ***Arctotideae*** Cass., 1819, J. Phys. Chim. Hist. Nat. 88:159.
Подсемейство V. ***Asteroideae*** (Cass.) Lindl., 1829, in J. C. Loudon, Encycl. Pl.: 1074.
Триба 1. ***Inuleae*** Cass., 1819, J. Phys. Chim. Hist. Nat. 88:193 (syn. *Plucheeae* (Cass. ex Dumort.) A. Anderb., 1989, Canad. J. Bot. 67:2293).
Триба 2. ***Heliantheae*** Cass., 1819, J. Phys. Chim. Hist. Nat. 88:189 (syn. *Ambrosioideae* Raf., 1820, Ann. Gen. Sc. Phys. Bruxelles, 6:88; *Coreopsideae* Lindl., 1829, in J. C. Loudon, Encycl. Pl.: 1074; *Eupatorieae* Cass., 1819, loc. cit.: 202; *Helenieae* Lindl., 1829, l. c.; *Tageteae* Cass., 1819, loc. cit.: 162).
Надподтриба ***Eupatoriodinae*** (Cass.) C. Jeffrey **supersubtribus nov.** (basionymum *Eupatorieae* Cass., 1819, J. Phys. Chim. Hist. Nat. 88:202).
Триба 3. ***Gnaphalieae*** (Cass.) Lecoq et Juillet, 1831, Dict. Rais. Term. Bot.: 296 (syn. *Filagineae* (O. Hoffm.) Poljak., 1967, Сист. происхожд. сложноцветн.: 311).
Триба 4. ***Astereae*** Cass., 1819, J. Phys. Chim. Hist. Nat. 88:195.
Триба 5. ***Anthemideae*** Cass., 1819, loc. cit.: 192.
Триба 6. ***Calenduleae*** Cass., 1819, loc. cit.: 161.
Триба 7. ***Senecioneae*** Cass., 1819, loc. cit.: 195 (syn. *Adenostyleae* Cass., 1819, loc. cit.: 201).

Заключение

Как отметил Bremer (1996), система сложноцветных сейчас состоит частично из кладов и частично из градов, т. е. является смесью монофилетических и парафилетических таксонов. Последние ожидает переработка. Поэтому нельзя не согласиться с мнением Р. В. Камелина (2000:43), «что дальнейшее изучение этого крупнейшего семейства, многих его слабо изученных групп может сильно изменить наши представления о генезисе и эволюции сложноцветных», а значит, и о его систематике.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агабабян М. В. Типовой подрод *Centaurea*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ереван, 1992. 24 с.
Вибе Е. И. Конспект трибы *Senecioneae* в Сибири // Turczaninowia, 2000. Т. 3. № 4. С. 58—63.
Камелин Р. В. Сложноцветные (краткий обзор системы). СПб.; Барнаул, 2000. 60 с.
Меницкий Ю. Л., Конечная Г. Ю. Обзор видов рода *Senecio* (*Asteraceae*) Кавказа // Бот. журн. 2001. Т. 88. № 2. С. 8—101.
Поляков П. П. Систематика и происхождение сложноцветных. Алма-Ата, 1967. 336 с.
Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л., 1966. 612 с.
Шаталкин А. И. Биологическая систематика. М., 1988. 184 с.
Ahlstrand L. Contributions to the embryology of *Arctotideae* (*Compositae*). The genera *Dymondia* Compton, *Cullumia* R. Br., *Didelta* L'Herit. and *Heterolepis* Cass. // Comp. Newslett. 1992. Vol. 22. P. 1—4.
Albach D. C., Soltis P. S., Olmstead R. G. Phylogenetic analysis of *Asterideae* based on sequences of four genes // Ann. Missouri Bot. Gard. 2001. Vol. 88. N 2. P. 163—212.

Anderberg A. A. Taxonomy and phylogeny of the tribe *Inuleae* (*Asteraceae*) // Pl. Syst. Evol. 1991a. Vol. 176. P. 75—123.

Anderberg A. A. Taxonomy and phylogeny of the tribe *Plucheeae* (*Asteraceae*) // Pl. Syst. Evol. 1991b. Vol. 176. P. 145—177.

Anderberg A. A. Taxonomy and phylogeny of the tribe *Gnaphalieae* (*Asteraceae*) // Opera Bot. 1991c. Vol. 104. P. 1—195.

Baldwin B. G., Wessa B. L. Origin and relationships of the tarweed-silversword lineage (*Compositae-Madinae*) // Amer. J. Bot. 2000a. Vol. 87. N 2. P. 1890—1908.

Baldwin B. G., Wessa B. L. Phylogenetic placement of *Pelucha* and new subtribes in *Helenieae* sensu stricto (*Compositae*) // Syst. Bot. 2000b. Vol. 25. N 3. P. 522—528.

Barkley T. M. Generic boundaries in the *Senecioneae* // Taxon. 1985. Vol. 34. P. 17—21.

Barkley T. M. The segregates of *Senecio* s. l. and *Cacalia* s. l. the flora of North America north of Mexico // Sida. 1999. Vol. 18. N 3. P. 661—677.

Barkley T. M., Clark B. L., Funston A. M. The segregate genera of *Senecio* sensu lato and *Cacalia* sensu lato (*Asteraceae-Senecioneae*) in Mexico and Central America // *Compositae*: Systematics. Proceedings of the International *Compositae* Conference, Kew, 1994 / Ed. by D. J. N. Hind, H. J. Beentje, Kew, 1996. Vol. 1. P. 613—620.

Bayer R. J., Puttock C. F. Molecular systematics of southern hemisphere *Gnaphalieae* // XVI Int. Bot. Congr. abstr. St. Louis, 1999. P. 17.

Bayer R. J., Puttock C. F., Kelchner S. A. Phylogeny of South African *Gnaphalieae* (*Asteraceae*) based on two non-coding chloroplast sequences // Amer. J. Bot. 2000. Vol. 87. N 2. P. 259—272.

Bayer R. J., Starr J. R. Tribal phylogeny of the *Asteraceae* based on two non-coding chloroplast sequences, the trnL intron and the trnL/trnF intergenic spacer // Ann. Missouri Bot. Gard. 1998. Vol. 85. P. 242—256.

Bentham G. *Compositae* // G. Bentham, J. D. Hooker. Genera Plantarum. London, 1876. Vol. 2. N 1. P. 163—533.

Blackmore S. The identification and taxonomic significance of lophate pollen in the *Compositae* // Canad. J. Bot. 1986. Vol. 64. P. 3101—3112.

Bremer K. *Asteraceae*: cladistics and classification. Portland, Oregon, 1994. 752 p.

Bremer K. Major clades and grades of the *Asteraceae* // *Compositae*: Systematics. Proceedings of the International *Compositae* Conference, Kew, 1994 / Ed. by D. J. N. Hind, H. J. Beentje. Kew, 1996. Vol. 1. P. 1—7.

Bremer K., Gustafsson M. H. G. East-Gondwana ancestry of the sunflower alliance of families // Proc. Natl Acad. Sc. USA. 1997. Vol. 94. P. 9188—9190.

Bremer K., Humphries C. J. Generic monograph of the *Asteraceae-Anthemideae* // Bull. Nat. Hist. Mus. London (Bot.). 1993. Vol. 23. P. 71—177.

Bremer K., Jansen R. K. A new subfamily of *Asteraceae* // Ann. Missouri Bot. Gard. 1992. Vol. 79. P. 414—415.

Carlquist S. Wood anatomy of *Compositae*: a summary and comments on factors controlling wood evolution // Aliso. 1966. Vol. 6. P. 25—44.

Carlquist S. Tribal interrelationships and phylogeny of the *Asteraceae* // Aliso. 1976. Vol. 8. P. 465—492.

Cassini H. Suite de sixième mémoire sur la famille des Synanthérées, contenant les caracteres des tribus // J. Phys. Chim. Hist. Nat. 1819. Vol. 88. P. 189—204.

Chase M. W., Soltis D. E., Olmstead R. S. et al. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene rbcL // Ann. Missouri Bot. Gard. 1993. Vol. 80. P. 528—580.

Classen-Bockhoff R., Froebe H., Langerbeins D. Die Infloreszenzstruktur von *Gundelia tournefortii* L. (*Asteraceae*) // Flora, 1989. Vol. 182. P. 463—479.

Cronquist A. Phylogeny and taxonomy of the *Compositae* // Amer. Mild. Naturalist. 1955. Vol. 53. P. 475—511.

DeCandolle A. Ordo CII: *Compositae* // Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Paris, 1836—1838. Vol. 5—7. P. 4—766, 1—687, 1—330.

Devore M. L., Stuessy T. F. The place and time of the origin of the *Asteraceae*, with additional comments on the *Calyceraceae* and *Goodeniaceae* // Advances in *Compositae* Systematics / Ed. by D. J. N. Hind, C. Jeffrey, G. V. Pope. Kew, 1995. P. 23—40.

Dittrich M. Die Bedeutung morphologischer und anatomischer Achänen-Merkmale für die Systematik der Tribus *Echinopeae* Cass. und *Carlinae* Cass. // Boissiera. 1996. Vol. 51. P. 5—102.

Eldenäs P., Anderberg A. A., Källersjö M. Molecular phylogenetics of the tribe *Inuleae* s. str. (*Asteraceae*) based on ITS sequences of nuclear ribosomal DNA // Pl. Syst. Evol. 1998. Vol. 210. P. 159—173.

Eldenäs P., Källersjö P., Anderberg A. A. Phylogenetic placement and circumscription of the tribes *Inuleae* s. str. and *Plucheeae* (*Asteraceae*): evidence from sequences of chloroplast gene ndhF // Molec. Phyl. Evol. 1999. Vol. 13. P. 50—58.

Eriksson T. The systematic position of the *Blepharispermum* group (*Asteraceae-Heliantheae*) // Taxon, 1991. Vol. 40. P. 33—39.

Francisco-Ortega J., Santos-Guerra A., Hines A., Jansen R. K. Phylogenetic evidence for a Mediterranean origin of the Macaronesian endemic genus *Argyranthemum* (*Asteraceae*) // Amer. J. Bot. 1997. Vol. 84. N 11. P. 1595—1613.

Freeman C. C., Barkley T. M. A synopsis of the genus *Packera* (*Asteraceae*: *Senecioneae*) in Mexico // Sida. 1995. Vol. 16. P. 699—709.

Funk V. A., Robinson H., Dillon M. Liabeae: taxonomy, phylogeny and biogeography // *Compositae*: Systematics. Proceedings of the International *Compositae* Conference, Kew, 1994 / Ed. by D. J. N. Hind, H. J. Beentje, Kew, 1996. Vol. 1. P. 545—567.

Garcia-Jacas N., Susanna A., Mozaffarian A., Harslan R. The natural delimitation of *Centaurea*: ITS analysis of the *Centaurea jacea* group // Pl. Syst. Evol. 2000. Vol. 223. N 3—4. P. 185—199.

Graham A. A contribution to the geologic history of the *Compositae* // *Compositae*: Systematics. Proceedings of the International *Compositae* Conference, Kew, 1994 / Ed. by D. J. N. Hind, H. J. Beentje. Kew, 1996. Vol. 1. P. 123—140.

Grau J. Die Testa der *Mutisieae* und ihre systematischer Bedeutung // Mitt. Bot. Staatssamml. München. 1980. Vol. 16. P. 209—332.

Greuter W., McNeill J., Barrie F. R. et al. International Code of Botanical Nomenclature (Saint Louis Code) adopted by the sixteenth International Botanical Congress, StLouis, Missouri, July-Aug. 1999 // Regnum Vegetabile. 2000. Vol. 138. P. 1—18. +1—474.

Greuter W., Wagenitz G., Agababian M., Hellwig F. H. (1509). Proposal to conserve the name *Centaurea* with a conserved type // Taxon. 2001. Vol. 50. N 4. P. 1201—1205.

Gustafsson M. H. G., Bachlund A., Bremer B. Phylogeny of the *Asterales* sensu lato based on rbcL sequences with particular reference to the *Goodeniaceae* // Pl. Syst. Evol. 1996. Vol. 199. P. 217—242.

Gustafsson M. H. G., Bremer K. Morphology and phylogenetic relationships of the *Asteraceae*, *Calyceraceae*, *Campanulaceae*, *Goodeniaceae* and related families (*Asterales*) // Amer. J. Bot. 1995. Vol. 82. P. 250—265.

Gustafsson M. H. G., Pepper A. S.-R., Albert V. A., Källersjö M. Molecular phylogeny of the *Barnadesioideae* (*Asteraceae*) // Nordic J. Bot. 2001. Vol. 21. P. 149—161.

Häffner E. On the phylogeny of the subtribe *Carduinae* (tribe *Cardueae* — *Compositae*) // Englera. 2000. Vol. 21. P. 1—208.

Häffner E., Hellwig F. H. Phylogeny of the tribe *Cardueae* (*Compositae*) with emphasis on the subtribe *Carduinae*: an analysis based on ITS sequence data // Wildenowia. 1999. Vol. 29. P. 27—39.

Hansen H. V. SEM-studies and general comments on pollen in tribe *Mutisieae* (*Compositae*) sensu Cabrera // Nordic J. Bot. 1991a. Vol. 10. P. 107—123.

Hansen H. V. Phylogenetic studies in *Compositae* tribe *Mutisieae* // Opera Bot. 1991b. Vol. 109. P. 5—50.

Hansen H. V. Studies in the *Goodeniaceae* and *Brunoniaceae* with a discussion of their relationship to *Asteraceae* and *Calyceraceae* // Nordic. J. Bot. 1997. Vol. 17. P. 495—510.

Harris E. M. Inflorescence and floral ontogeny in *Asteraceae*: a synthesis of historical and current concepts // Bot. Rev. 1995. Vol. 61. P. 93—278.

Harris E. M. Capitula in the *Asteridae*: a widespread and varied phenomenon // Bot. Rev. 1999. Vol. 65. N 4. P. 348—369.

Heywood V. H., Harborne J. B., Turner B. L. (eds). The Biology and Chemistry of the *Compositae*. London; New York, 1977. Vol. 2.

Hind D. J. N. A new combination in *Amblysperma* (*Compositae*: *Mutisieae*) // Kew Bull. 2001. Vol. 56. P. 711—713.

Hoffman O. Compositae // A. Engler, K. Prantl (eds). Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1894. Vol. 4. N 5. P. 87—391.

Ito M., Yahara T., King R. M. et al. Molecular phylogeny of *Eupatorieae* (*Asteraceae*) established from cpDNA RFLP and its implications for the polyplois origin hypothesis for the tribe // J. Pl. Res. 2001. Vol. 113. N 1109. P. 91—96.

Jansen R. K., Kim K.-J. Implications of chloroplast DNA data for the classification and phylogeny of the *Asteraceae* // *Compositae*: Systematics. Proceedings of the International *Compositae* Conference, Kew, 1994 / Ed. by D. J. N. Hind, H. J. Beentje. Kew, 1996. Vol. 1. P. 317—339.

Jansen R. K., Michaels H. J., Palmer J. D. Phylogeny and character evolution in the *Asteraceae* based on chloroplast DNA restriction site mapping // Syst. Bot. 1991. Vol. 16. P. 98—115.

Jansen R. K., Palmer J. D. A chloroplast DNA inversion marks an ancient evolutionary split in the sunflower family (*Asteraceae*) // Proc. Natl. Acad. Sc. USA. 1987. Vol. 84. P. 5818—5822.

Jansen R. K., Palmer J. D. Phylogenetic implications of chloroplast DNA restriction site variation in the *Mutisieae* (*Asteraceae*) // Amer. J. Bot. 1988. Vol. 75. P. 753—766.

Jeffrey C. The tribe *Senecioneae* (*Compositae*) in the Mascarene Islands with an annotated world check-list of the genera of the tribe. Notes on *Compositae* VI // Kew Bull. 1992. Vol. 47. N 1. P. 49—109.

Kadereit J. W., Jeffrey C. A preliminary analysis of cpDNA variation in the tribe *Senecioneae* (*Compositae*) // *Compositae*: Systematics. Proceedings of the International *Compositae* Conference, Kew, 1994 / Ed. by D. J. N. Hind, H. J. Beentje. Kew, 1996. Vol. 1. P. 349—360.

Karis P. J. Heliantheae sensu lato (*Asteraceae*): clades and classification // Pl. Syst. Evol. 1993. Vol. 188. P. 139—195.

Karis P. O., Eldenäs P., Källersjö M. New evidence for the systematic position of *Gundelia* L. with notes on the delimitation of *Arctoteae* (*Asteraceae*) // Taxon. 2001. Vol. 50. N 1. P. 105—114.

Karis P. O., Källersjö M., Bremer K. Phylogenetic analysis of the *Cichorioideae* (*Asteraceae*) with emphasis on the *Mutisieae* // Ann. Missouri Bot. Gard. 1992. Vol. 79. P. 416—427.

Katinas L. Implications of morphological phylogenetics for the placement of the genera *Adenocaulon* and *Eriachaenium* (*Asteraceae*) // Pl. Syst. Evol. 2000. Vol. 223. N 3—4. P. 229—250.

Keeley S. C., Jansen R. K. Chloroplast DNA restriction site variation in the *Vernonieae* (*Asteraceae*), an initial appraisal of the relationships of New and Old World taxa and the monophyly of *Vernonia* // Pl. Syst. Evol. 1995. Vol. 193. P. 249—265.

Kim H.-G., Keeley S. C., Vroom P. S., Jansen R. K. Molecular evidence for an African origin of the Hawaiian endemic *Hesperomannia* (*Asteraceae*) // Proc. Natl. Acad. Sc. USA. 1998. Vol. 95. P. 15 440—15 445.
Kim K.-J., Jansen R. K. ndhF sequence evolution and the major clades in the sunflower family // Proc. Natl. Acad. Sc. USA. 1995. Vol. 92. P. 10 378—10 383.
Kim K.-J., Jansen R. K., Wallace R. S. et al. Phylogenetic implications of rbcL sequence variation in the *Asteraceae* // Ann. Missouri Bot. Gard. 1992. Vol. 79. P. 428—445.
Kim S.-C., Crawford D. J., Jansen R. K. Phylogenetic relationships among the genera of the subtribe *Sonchinae* (*Asteraceae*) — evidence from ITS sequences // Syst. Bot. 1996. Vol. 21. N 3. P. 417—432.
King R. M., Robinson H. The genera of the *Eupatorieae* (*Asteraceae*) // Monographs in Systematic Botany. Missouri Bot. Gard., StLouis, 1987. Vol. 22. 581 p.
Koopman W. J. M., Guetta E., van de Wiel C. C. M. et al. Phylogenetic relationships among *Lactuca* (*Asteraceae*) species and related genera based on ITS-1 DNA sequences // Amer. J. Bot. 1998. Vol. 85. N 11. P. 1517—1530.
Lane M. A., Morgan D. R., Suh Y.-B. et al. Relationships of North American genera of *Astereae* based on chloroplast DNA restriction site data // *Compositae*: Systematics. Proceedings of the International *Compositae* Conference. Kew, 1994 / Ed. by D. J. N. Hind, H. J. Beentje. Kew, 1996. Vol. 1. P. 49—77.
Leins P., Erbar C. Die fruhesten Entwicklungsstadien der Bluten bei den *Asteraceae* (The earliest developmental stages in the flowers of *Asteraceae*) // Bot. Jahrb. 2000. Vol. 122. N 4. P. 503—515.
Lessing C. F. Synopsis generum Compositarum. Berlin, 1832. 473 p.
Marticorena C., Parra O. Morfologia de los granos de polen de *Hesperomannia* Gray y *Moquinia* DC. (*Compositae — Asteraceae*). Estudio comparativo con generos afines // Gayana. 1975. N 29. P. 3—22.
Michaels H. J. K., Scott K. M., Olmstead R. G. et al. Interfamilial relationships of the *Asteraceae*: insights from rbcL sequence variation // Ann. Missouri Bot. Gard. 1993. Vol. 80. P. 742—751.
Nesom G. L. Subtribal classification in the *Astereae* (*Asteraceae*) // Phytologia. 1994. P. 193—274.
Noyes R. D. Biogeographical and evolutionary insights on *Erigeron* and its allies (*Asteraceae*) from ITS sequence data // Pl. Syst. Evol. 2000. Vol. 200. N 1—2. P. 93—114.
Noyes R. D., Riesberg L. H. ITS sequence data support a single origin for North American *Astereae* (*Asteraceae*) and reflect deep geographical division in *Aster* s. l. // Amer. J. Bot. 1999. Vol. 86. P. 398—412.
Oberprieler C., Vogt R. The position of *Castilanthemum* Vogt & Oberprieler and the phylogeny of Mediterranean *Anthemideae* (*Compositae*) as inferred from nr DNA ITS and cp DNA trnL/trnF IGS sequence variation // Pl. Syst. Evol. 2000. Vol. 215. N 1—4. P. 145—170.
Olmstead R. G., Bremer K., Scott R. M., Palmer J. D. A preliminary analysis of the *Asterideae* sensu lato based on rbcL sequences // Ann. Missouri Bot. Gard. 1993. Vol. 80. P. 700—722.
Panero J. L., Jansen R. K., Clevinger J. A. Phylogenetic relationships of the subtribe *Ecliptinae* (*Asteraceae*: *Heliantheae*) based on chloroplast DNA restriction site data // Amer. J. Bot. 1999. Vol. 86. P. 413—427.
Petit D. F. Generic interrelationships of the *Cardueae* (*Compositae*): a cladistic analysis of morphological data // Pl. Syst. Evol. 1997. Vol. 207. P. 173—203.
Petit D. F., Malhez J., Qaid A. Phylogeny of the *Cardueae* (*Asteraceae*) based on analysis of morphological and palynological characters // Bocconea. 2000. Vol. 13. P. 41—53.
Reveal J. L. Early suprageneric names in *Asteraceae* // Comp. Newslett. 1997. N 30. P. 29—45.
Robinson H. An analysis of the characters and relationships of the tribes *Eupatorieae* and *Vernonieae* (*Asteraceae*) // Syst. Bot. 1977. Vol. 2. P. 199—208.
Robinson H. A revision of the tribal and subtribal limits of the *Heliantheae* (*Asteraceae*) // Smithson. Contrib. Bot. 1981. Vol. 51. P. 1—102.
Robinson H. A generic review of the tribe *Liabeae* (*Asteraceae*) // Smithson. Contrib. Bot. 1983. Vol. 54. P. 1—69.
Robinson H. Notes on the tribes *Eremothamneae*, *Gundelieae* and *Moquinieae*, with comparisons of their pollen // Taxon. 1994. Vol. 43. P. 33—44.
Robinson H. Revisions of palaeotropical *Vernonieae* (*Asteraceae*) // Proc. Biol. Soc. Wash. 1999a. Vol. 112. P. 220—224.
Robinson H. Generic and subtribal classifications of American *Vernonieae* // Smithson. Contrib. Bot. 1999b. Vol. 89. P. 1—116.
Robinson H., Marticorena C. A palynological study of the *Liabeae* (*Asteraceae*) // Smithson. Contrib. Bot. 1986. Vol. 64. P. 1—50.
Schilling E. E., Panero J. L., Cox P. B. Chloroplast DNA restriction site data support a narrowed interpretation of *Eupatorium* (*Asteraceae*) // Pl. Syst. Evol. 1999. Vol. 219. N 2—4. P. 209—233.
Schmidt G. I., Schilling E. E. Phylogeny and biogeography of *Eupatorium* (*Asteraceae*) based on nuclear ITS sequence data // Amer. J. Bot. 2000. Vol. 87. N 5. P. 716—726.
Stix E. Pollenmorphologische Untersuchungen an *Compositae* // Grana Palynol. 1960. Vol. 2. P. 41—114.
Stuessy T. F. Heliantheae — systematic review // The Biology and Chemistry of the *Compositae* / Ed. by V. H. Heywood, J. B. Harborne, B. L. Turner. London; New York, 1977. P. 621—671.
Stuessy T. F., Spooner D. M. The adaptive and phylogenetic significance of receptacular bracts in *Compositae* // Taxon. 1988. Vol. 37. P. 114—126.
Susanna A., Garcia-Jacas N., Soltis D. E., Soltis P. S. Phylogenetic relationships in the tribe *Cardueae* (*Asteraceae*) based on ITS sequences // Amer. J. Bot. 1995. Vol. 82. N 8. P. 1056—1068.
Swenson U., Bremer K. On the circumscription of the *Blennospermatinae* (*Asteraceae-Senecioneae*) based on ndhF sequence data // Taxon. 1999. Vol. 48. P. 7—14.

Turner B. L., Powell A. M., Helenieae — systematic review // The Biology and Chemistry of the *Compositae* / Ed. by V. H. Heywood, J. B. Harborne, B. L. Turner. London; New York, 1977. P. 699—736.
Urtubey E., Stuessy T. F. New hypotheses of phylogenetic relationships in *Barnadesioideae* (*Asteraceae*) based on morphology // Taxon. 2001. Vol. 50. N 4. P. 1043—1066.
Urtubey E., Tellaria M. C. Pollen morphology of the subfamily *Barnadesioideae* (*Asteraceae*) and its phylogenetic and taxonomic significance // Rev. Palaeobot. Palynol. 1998. Vol. 104. P. 19—37.
Vezey E. L., Watson L. E., Skvarla J. J., Estes J. R. Plesiomorphic and apomorphic pollen structure characteristics of *Anthemideae* (*Asteroideae* — *Asteraceae*) // Amer. J. Bot. 1994. Vol. 81. P. 648—657.
Wagenitz G. Systematics and phylogeny of the *Compositae* (*Asteraceae*) // Pl. Syst. Evol. 1976. Vol. 125. P. 29—46.
Wagenitz G., Hellwig F. H. Evolution of characters and phylogeny of the *Centaureinae* // *Compositae*: Systematics. Proceedings of the International *Compositae* Conference, Kew, 1995 / Ed. by D. J. N. Hind, H. J. Beentje. Kew, 1996. Vol. 1. P. 491—510.
Watson L. E., Evans T. M., Boluarte T. Molecular phylogeny and biogeography of the tribe *Anthemideae* (*Asteraceae*) based on chloroplast gene ndhF // Molec. Phylog. Evol. 2000. Vol. 15. N 1. P. 59—69.
Whitton J., Wallace R. S., Jansen R. K. Phylogenetic relationships and problems of character change in the tribe *Lactuceae* (*Asteraceae*) based on chloroplast DNA restriction site variation // Canad. J. Bot. 1995. Vol. 73. P. 1058—1073.
Zdero C., Bohlmann F. Systematics and evolution within the *Compositae*, seen with the eyes of a chemist // Pl. Syst. Evol. 1990. Vol. 171. P. 1—14.
Zhang X., Bremer K. A cladistic analysis of the tribe *Astereae* (*Asteraceae*) with notes on their evolution and subtribal classification // Pl. Syst. Evol. 1993. Vol. 184. P. 249—283.
Zhao Z., Skvarla J. J., Jansen R. K., DeVore M. Phylogenetic significance of pollen morphology and ultrastructure in the *Barnadesioideae* (*Asteraceae*) // Lundellia. 2000. Vol. 3. P. 26—40.

SUMMARY

The present state of *Compositae* systematics at the level of subtribe and above is reviewed. The origin and age of the family, its relationships, the circumscriptions and relationships of its subfamilies and tribes, the distribution and ancestral states of certain characters and problems of subtribal classification and large paraphyletic genera are discussed. A system recognizing 5 subfamilies and 17 tribes is proposed. The name *Eupatoriodinae* (Cass.) C. Jeffrey is validly published.

УДК 581.822; 581.84

© Л. Е. Муравник, А. Н. Иванова

УЛЬТРАСТРУКТУРНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕКРЕТОРНЫХ КЛЕТОК ЛИСТОВЫХ ЖЕЛЕЗОК РАСТЕНИЙ *DROSERACEAE* В СВЯЗИ С СИНТЕЗОМ НАФТОХИНОНОВ. 1. ВАКУОЛИ И КЛЕТОЧНАЯ ОБОЛОЧКА

L. E. MURAVNIK, A. N. IVANOVA. ULTRASTRUCTURAL FEATURES OF LEAF GLANDS IN *DROSERACEAE* RELATIVE TO SYNTHESIS OF NAPHTHOQUINONES. 1. VACUOLES AND CELL WALL

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: muravnik@kd1537.spb.edu
Поступила 28.12.2001

Изучалась ультраструктура листовых железок у представителей четырех родов сем. *Droseraceae* (*Drosophyllum lusitanicum*, *Dionaea muscipula*, *Drosera rotundifolia* и *Aldrovanda vesiculosa*) в связи с тем, что в листьях этих растений откладываются пигменты нафтохиноны. Сравнительные химические исследования позволяют использовать нафтохиноны в качестве хемотаксономических маркеров, так как в растениях четырех родов обнаруживается разный состав пигментов. Ультраструктурная характеристика секреторных клеток железок продемонстрировала различия в составе вакуолярного содержимого и механизме образования вакуолей у всех исследованных видов растений. Обнаружено одновременное присутствие литических и запасающих вакуолей в секреторных клетках. Наличие осадка в запасающих вакуолях может быть обусловлено присутствием в них гидрофобных нафтохинонов, а также образованием комплексов растворимых флавоноидов с углеводами и белками. Еще одним компартментом, в котором откладываются токсичные для цитоплазмы вторичные метаболиты, является клеточная оболочка, особенно ее кутиновый слой. Наибольшего размера (0.4—0.6 μм) толщина кутинизированной оболочки достигает в секреторных клетках *D. lusitanicum*.

Ключевые слова: *Droseraceae*, *Drosophyllum lusitanicum*, *Dionaea muscipula*, *Drosera rotundifolia*, *Aldrovanda vesiculosa*, плотоядные растения, листовые железки, ультраструктура, клеточная оболочка, вакуоли, морфометрия, нафтохиноны.

Растения всех родов, входящих в сем. *Droseraceae*, изучались ранее достаточно интенсивно в связи с особенностями способов питания. Внимание исследователей было обращено на структуру железок, секретирующих ловчую слизь, которая привлекает насекомых, или железок, участвующих в синтезе пищеварительных ферментов для переваривания пойманной добычи (Schnepf, 1961, 1963; Heslop-Harrison, Knox, 1971; Fineran, Lee, 1975; Heslop-Harrison, 1976; Васильев, 1977, 2001; Fineran, 1985; Vassilyev, Muravnik, 1988a, b; Муравник, 1988, 1996, 2000; Juniper et al., 1989; Муравник и др., 1995).

Значительно меньше внимания уделялось химическому составу этих растений, в частности вторичных метаболитов. Головки зрелых железок, хорошо освещенных солнцем, обычно окрашены в красный цвет, что является еще одним приспособлением для привлечения потенциальной жертвы. J. Lindley (1839, цит. по: Culham, Gornall, 1994) впервые обнаружил в растениях *Drosera* красящие вещества, которые впоследствии были отнесены к нафтохинонам. Другими пигментами, встречающимися в железках представителей разных родов из сем. *Droseraceae*, оказались флавоны, флавононы, флавонолы, цианидины и антоцианины (Juniper et al., 1989).

Так же как флавоноиды, антоцианины, лигнины, танины и некоторые другие соединения, нафтохиноны относятся к растительным фенолам. Они содержат 10 атомов углерода и являются циклическими дикетонами, в которых CO-группы входят

в систему сопряженных двойных связей (Гудвин, Мерсер, 1986). При конденсации фенольного остатка с подходящим полипрениловым радикалом образуются терпеноидные хиноны, к которым принадлежат пластохиноны и убихиноны, являющиеся центральным компонентом большинства фотосинтетических и дыхательных электронно-транспортных цепей.

Нафтохиноны проявляют инсектицидные, фунгицидные, аллелопатические свойства (Борзов и др., 1958; Thomson, 1987). Подобно другим вторичным метаболитам, запасаемым вблизи мест возможного поражения растений насекомыми, грибами и микроорганизмами (Fields et al., 1990; Wink, 1993; Markham et al., 2000; Nagy et al., 2000), нафтохиноны следует искать в эпидермальных клетках и их производных, в том числе в железках. Большинство вторичных метаболитов токсичны для цитоплазмы клеток самого растения, поэтому они откладываются в изолированных мембраной компартментах — в вакуолях (Wiermann, 1981; Deus-Neumann, Zenk, 1986; Wink, 1993; Alfenito et al., 1998; Mol et al., 1998), в клеточной оболочке (Markham et al., 2000) или в некоторых органеллах, в том числе в хлоропластах и митохондриях (Гудвин, Мерсер, 1986).

Химический состав нафтохинонов является таксоноспецифичным для представителей сем. *Droseraceae*. Чаще других соединений и в заметно большем количестве в них встречаются плюмбагин и 7-метилюглон (Zenk et al., 1969; Durand, Zenk, 1974). Наличие плюмбагина было продемонстрировано у *Drosera* (Durand, Zenk, 1971), *Drosophyllum* (Zenk et al., 1969; Durand, Zenk, 1971, 1974), *Dionaea* и *Aldrovanda* (Culham, Gornall, 1994), а 7-метилюглона — только у *Drosophyllum* и *Drosera* (Durand, Zenk, 1976; Thomson, 1987; Budzianowski, 1995, 1996, 2000). Два минорных нафтохинона, диомусцинон и диомусципулон, были выделены из *Dionaea muscipula* (Miyoshi et al., 1984).

Нами предполагается провести сравнительное исследование ультраструктуры секреторных трихомов листьев у плотоядных растений сем. *Droseraceae* (*Dionaea muscipula*, *Aldrovanda vesiculosa*, *Drosophyllum lusitanicum*) и выявить корреляцию между характеристикой клеток и наличием у этих растений различных нафтохинонов. Настоящая публикация является первой в серии работ, которая посвящена изучению клеточной оболочки и вакуолей — мест локализации пигментов. Особенности органелл, принимающих участие в их биосинтезе, будут обсуждены в следующей работе этой серии.

Материал и методика

Объектами исследования послужили плотоядные растения: *Drosophyllum lusitanicum* L., выращенные в оранжереях Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН; *Dionaea muscipula* Ellis, подаренные нам Dr. Daniel M. Joel (Исследовательский сельскохозяйственный центр в Newe-Ya'ar, Израиль); *Drosera anglica* Huds. и *D. rotundifolia* L., произрастающие в Ленинградской обл. на влажных местах; *Aldrovanda vesiculosa* L., собранные в прибрежных водах Ладожского оз. в районе р. Свирь.

В работе анализировали нестимулированные слизевые железки 2 видов *Drosera* и *Drosophyllum lusitanicum*, а также пищеварительные железки *Dionaea muscipula* и *Aldrovanda vesiculosa*.

Материал фиксировали в течение 4—5 ч 3 %-м раствором глутаральдегида (Fluka, Швейцария) на 0.1 М фосфатном буфере (pH 7.2) либо смесью растворов 2.5 %-го глутаральдегида и 2 %-го параформальдегида на 0.1 М фосфатном буфере (pH 7.2) при комнатной температуре. Постфиксацию осуществляли 2 %-м раствором осмиевой кислоты (16 ч на холоде). Все фиксирующие смеси содержали 2 % сахарозы. В качестве заливочной среды использовали смесь эпона с аралдитом (Fluka).

Залитые в эпоксидную смолу блоки резали стеклянными ножами на ультрамикротоме Ultracut (Reihert, Австрия), препараты просматривали в электронном микроскопе Hitachi-600 (Hitachi, Япония).

Для получения морфометрических данных клетки были сняты с увеличением 4000. Затем изображения сканировали, применяя сканер Mustek 1200 Pro. Определение линейных размеров и площадей осуществляли с помощью компьютерной программы анализа изображений ImageTool.

Количественная ультраструктурная характеристика включала определение линейных размеров клеток (высоты, ширины и периметра) и определение площади клеток и их компонентов (ядра, клеточной оболочки, вакуолей, цитоплазмы).

Полученные данные использовались для расчета объема клеток, абсолютного и относительного объемов ядра, вакуолей и цитоплазмы. Форма клеток принималась приближенной к параллелепипеду. Парциальные объемы компонентов клетки определяли путем деления площади каждого компонента на площадь всей клетки.

Число железок для растений каждого вида варьировало от 5 до 10. Число секреторных клеток в пределах одного варианта, для которых были получены количественные данные, составило 20—30. Средние арифметические значения, стандартные отклонения и ошибки среднего арифметического были рассчитаны с помощью компьютерной программы Excel.

Результаты

Слизевые железки *Drosophyllum lusitanicum*

Слизевые железки представляют собой многоклеточные структуры грибовидной формы. Их положение на листовой пластинке определяется положением трех сосудистых пучков. У каждого из боковых пучков и у центральной жилки на адаксиальной поверхности находится по два ряда слизевых железок на высоких ножках. Головки железок состоят из двух рядов секреторных клеток, лежащих на одном слое барьерных клеток с полностью кутинизированными латеральными стенками. Всю внутреннюю часть головки заполняют трахеиды, обеспечивающие связь железок с проводящей системой листа. Головки зрелых нестимулированных железок окрашены в яркий красный цвет (табл. 1) и покрыты крупными каплями ловчей слизи, тогда как молодые железки, расположенные на верхушке листовой пластинки, остаются светло-зелеными.

Клеточная оболочка секреторных клеток. В наружном слое секреторных клеток железок клеточная оболочка имеет неравномерную ширину: верхняя и нижняя периклинальные стенки образуют внутренние ребра, средняя часть антиклинальных стенок заметно утолщена. В самых узких местах ширина стенки составляет 1.1—1.3 µм (табл. I, *а*; табл. 2). Вдоль нижней периклинальной стенки и смежных с ней участков антиклинальных стенок, особенно в районе клиновидных ребер, откладываются многочисленные протуберанцы оболочки (табл. II, *а*). Поверхность клеток покрыта прерывистой кутикулой (табл. 2; табл. I, *а*; II, *а*), кутикулярные «поры» варьируют по ширине. Тонкий наружный слой собственно кутикулы (0.15 µм) выглядит гомогенным, в то время как слой кутинизированной клеточной оболочки (0.4—0.6 µм) пронизан дендритами. Внутренняя граница кутикулярных отложений имеет неправильные очертания. Кроме аморфных глобул кутина в этих местах иногда выявляется точечный осмиофильный осадок.

Вакуоли секреторных клеток разнообразной величины и формы, случайно распределены в цитоплазме. Они могут иметь содержимое или быть прозрачными (табл. II, *а*; табл. 1). Иногда в вакуолях выявляется рыхлый хлопьевидный осадок, пузырьки и фрагменты мембран, на внутренней поверхности тонопласта присутствуют точечные отложения.

В секреторных клетках обнаружено несколько способов образования вакуолей. Первый из них весьма специфичен для *Drosophyllum lusitanicum* и представляет собой следующую картину. Крупные участки цитоплазмы изолируются многочисленными агранулярными трубочками эндоплазматического ретикулума (табл. III, *а*), в резуль-

ТАБЛИЦА 1

Состав пигментов и ультраструктурная характеристика вакуолей и клеточной оболочки секреторных клеток железок у представителей сем. *Droseraceae*

Пигментация / Ультраструктура	*Drosophyllum lusitanicum*	*Drosera rotundifolia*	*Dionaea muscipula*	*Aldrovanda vesiculosa*
Цвет головок	Красный	Красный	Красный	Светло-желтый
Пигменты				
Антоцианины			Цианидин-3 глюкозид [1]	
Флавонолы	Лютеолин [5]	Кверцетин [2]	Кверцетин [2]	
Каротиноиды		Лютеин [5] β-каротин [5]		Лютеин [5] β-каротин [5]
Нафтохиноны	Плюмбагин [3] 7-метил-юглон [4,5]	Плюмбагин [3] 7-метил-юглон [4,5,6]	Плюмбагин [3]	Плюмбагин [3,7]
Кутинизированная оболочка	0.40—0.60 μm	Нет	0.20 μm	0.15—0.25 μm
Вакуоли	Светлые, с рыхлым осадком	С крупными осмиофильными глобулами	С осмиофильным слоем на тонопласте	С крупными осмиофильными глобулами

Примечание. [1] Di Gregorio, Di Palma, 1966; [2] Bendz, Lindberg, 1968, 1970; [3] Zenk et al., 1969; [4] Durand, Zenk, 1976; [5] Juniper et al., 1989; [6] Budzianowski, 1995, 1996; [7] Adamec, 1999.

ТАБЛИЦА 2

Размеры секреторных клеток железок и их наружной клеточной стенки у представителей сем. *Droseraceae*

Исследованные виды	Площадь цитоплазмы, μm^2	Парциальный объем клеточной оболочки, %	Толщина, μm		
			клеточной оболочки	кутинизированной оболочки	собственно кутикулы
Drosophyllum lusitanicum	176	25.82 ± 0.54	1.10—1.30	0.40—0.60	0.04—0.25
Drosera rotundifolia	106	19.96 ± 0.71	0.80	Нет	0.06
Dionaea muscipula	105	5.71 ± 0.59	0.50—0.60	0.20	0.09
Aldrovanda vesiculosa	50	19.54 ± 0.92	0.30—0.60	0.15—0.25	0.03

тате чего формируются зоны с просветленной гиалоплазмой, в которых отсутствуют рибосомы и другие органеллы. По внешнему виду такие участки клетки напоминают зону исключения рибосом в районе диктиосом. Ретикулярные цистерны разбухают и сливаются друг с другом (табл. III, *б*), постепенно занимая весь изолированный участок цитоплазмы и превращаясь в полноценную вакуоль. Другой механизм вакуолеобразования состоит в слиянии друг с другом крупных пузырьков Гольджи, несущих фибриллярный секрет (табл. III, *в*).

Слизевые железки *Drosera rotundifolia*

По краю листовой пластинки формируются крупные железки на длинных ножках, тогда как в центре листа находятся железки с мелкими головками и более короткими

ножками. Головки центральных железок имеют овальную форму, головки периферических железок — асимметричные. Поскольку периферические железки выполняют функцию привлечения насекомых, они характеризуются более яркой окраской (табл. 1) в отличие от железок, расположенных в центре листа. Меньшей интенсивностью окраски отличаются железки молодых листьев по сравнению со зрелыми листьями.

Структурно железистые волоски *Drosera* напоминают слизевые железки *Drosophyllum*. У них два наружных слоя клеток головок являются секреторными. Клетки, расположенные на верхушке головок, имеют палисадную форму, остальные — изодиаметрическую. Под секреторными располагаются барьерные клетки, а внутреннюю часть головок занимают трахеиды.

Клеточная оболочка секреторных клеток покрыта тонкой (0.06—0.07 μм) кутикулой (табл. I, *б*; табл. 1, 2), в районе антиклинальных стенок в ней выявляются поры правильной формы, диаметр которых составляет 0.10 μм. Слоя кутинизированной клеточной оболочки, аналогичного тому, который обнаружен у *Drosophyllum lusitanicum*, здесь нет (табл. 2). Наружные периклинальные, и в особенности, антиклинальные, стенки в клетках, формирующих боковую поверхность головок, образуют крупные выросты (табл. II, *б*); в клетках, расположенных на верхушке головок, такие выросты отсутствуют. Вдоль стенок наружных и внутренних секреторных клеток откладываются протуберанцы (табл. II, *б*). В первичной клеточной оболочке встречается точечный осмиофильный осадок, более обильный, чем у *D. lusitanicum*.

Вакуоли секреторных клеток, расположенных на верхушке головок, характеризуются прозрачным содержимым. В наружных секреторных клетках, формирующих боковую поверхность головок, присутствуют крупные вакуоли с электронно-плотными включениями (табл. II, *б*; табл. 1). В клетках железистых волосков, не завершивших свое развитие, осмиофильный осадок в вакуолях представлен мелкими глобулами, лежащими на тонопласте. Молодые железки еще не имеют окраски, но по мере созревания они приобретают интенсивный красный цвет.

Чаще всего вакуоли возникают как локальные расширения цистерн эндоплазматического ретикулума, в которые впоследствии включаются пузырьки Гольджи и мультивезикулярные тельца. Изредка наблюдаются картины образования вакуолей путем изоляции участка гиалоплазмы ретикулярными элементами, аналогичные описанным выше для *D. lusitanicum*.

Пищеварительные железки *Dionaea muscipula*

Пищеварительные железки располагаются на адаксиальной поверхности листовой пластинки между средней жилкой и более тонкой частью, переходящей в зубчатый край. Они относятся к сидячим трихомам, поскольку слегка заглублены своим основанием в слой эпидермы и лишь немного возвышаются над ним. Головки железок образованы двумя слоями секреторных клеток, лежащими на четырех барьерных клетках. Вся многоклеточная головка опирается на две крупные базальные клетки.

Клеточная оболочка секреторных клеток. В наружных секреторных клетках вдоль нижних периклинальных стенок образуются протуберанцы оболочки. Во внутренних секреторных клетках протуберанцы откладываются вдоль всех стенок. Толщина наружной клеточной стенки составляет 0.5—0.6 μм (табл. 2). Эта стенка покрыта кутикулой (табл. I, *в*) толщиной 0.15—0.20 μм, в ней образуются кутикулярные поры. В местах сочленения верхних периклинальных стенок с антиклинальными кутиновые отложения глубоко вдаются в стенку. На границе кутикулы с целлюлозным слоем оболочки откладывается осмиофильный осадок.

Вакуоли секреторных клеток. Одни вакуоли выглядят прозрачными, другие имеют осмиофильный осадок (табл. II, *в*; табл. 1). Осадок располагается на тонопласте и образует в разных клетках слой различной ширины. Центральная часть вакуолей обычно светлая. В клетках второго слоя вакуоли двух типов: крупные с

электронно-плотным содержимым, имеющим характерную ячеистую структуру, и мелкие прозрачные. Мелкие вакуоли встречаются редко. Рядом с плазмалеммой находятся мультивезикулярные тельца, экзоцитирующие свое содержимое в периплазматическое пространство.

Пищеварительные железки *Aldrovanda vesiculosa*

Пищеварительные железки располагаются на участке между средней жилкой и наружной третью листовой пластинки. Они состоят из одного слоя секреторных клеток, короткой ножки из четырех клеток, расширяющихся по направлению к секреторным клеткам, и 2—4-клеточного пьедестала, связывающего железку с соседними клетками эпидермы и мезофилла.

Клеточная оболочка секреторных клеток снаружи покрыта тонким слоем (0.03 μм) кутикулы (табл. 2), в котором очень редко выявляются мелкие разрывы. Под собственно кутикулой располагается слой клеточной оболочки, инкрустированной осмиофильными включениями неизвестной природы (табл. I, *г*), шириной 0.1—0.3 μм. В отличие от аморфной кутинизированной стенки, описанной у других представителей *Droseraceae*, осмиофильные отложения у *A. vesiculosa* напоминают мелкие пластинки, ориентированные параллельно плазмалемме. Инкрустированная оболочка составляет от 1/3 до 1/2 ширины наружной стенки (табл. 2). В секреторных клетках зрелых железок вдоль антиклинальных и внутренних периклинальных стенок образуются протуберанцы оболочки.

Вакуоли секреторных клеток различаются по характеру их содержимого. Большая часть имеет темные включения (табл. II, *г*; табл. 1), однако встречаются и прозрачные вакуоли либо такие, в которых присутствуют короткие мембранные фрагменты и хлопьевидный осадок. Количество и расположение осадка обычно варьирует от узкого слоя, примыкающего к тонопласту, до слоя, частично или полностью заполняющего объем вакуоли. Вакуоли, не содержащие осмиофильных включений, существенно меньшего размера. В цитоплазме секреторных клеток иногда встречаются мультивезикулярные тельца. Можно видеть слияние мультивезикулярных телец с вакуолями.

Обсуждение

В ряде работ, выполненных ранее на растениях из сем. *Droseraceae*, было показано, что окрашивание листовых железок обусловлено флавоноидами. У *Dionaea muscipula* выявлен антоцианин (Di Gregorio, Di Palma, 1966), у некоторых видов *Drosera* — цианидин-глюкозид и кверцетин (Bendz, Lindberg, 1968, 1970); у *Drosophyllum lusitanicum* — лютеолин (Juniper et al., 1989), у *Aldrovanda vesiculosa* флавоноидов нет, но встречаются каротиноиды (Juniper et al., 1989). M. Russell (1959) обнаружил локализацию пигментов в покровных тканях клубней *Drosera erythrorhiza*, которые концентрируются в виде красных аморфных включений или желтых игольчатых кристаллов. Природными пигментами, придающими растениям различные оттенки желтого цвета, являются нафтохиноны. Определяя химический состав нафтохинонов, исследователи использовали различия в содержании пигментов для таксономических построений на уровне семейства в целом (Zenk et al., 1969) и рода *Drosera* в частности (Culham, Gornall, 1994).

Обычно вторичные метаболиты откладываются в тех органах и тканях растений, которые подвергаются воздействию грибной инфекции, микроорганизмов или насекомых (Fields et al., 1990; Wink, 1993; Markham et al., 2000; Nagy et al., 2000), т. е. в эпидермальных клетках и их производных. Предотвращение токсичного эффекта этих соединений на цитоплазму клеток самих растений достигается путем их изоляции внутри вакуолей (Wiermann, 1981; Wink, 1993; Mol et al., 1998) или

органелл (Kolalite, 1998; Vassilyev, 2000), а также в клеточной стенке (Markham et al., 2000).

У растений четырех исследованных нами видов обнаружены заметные различия по составу вакуолярного содержимого. Различия выявляются не только на межвидовом уровне, но также между железками разного возраста у одного растения, между разными клетками одной железки и даже между разными вакуолями одной и той же клетки.

Крупные осмиофильные включения характерны для вакуолей *Drosera rotundifolia*, *Dionaea muscipula* и *Aldrovanda vesiculosa*, в клетках железистых волосков *Drosophyllum lusitanicum* осадок имеет вид рыхлой сети либо вообще отсутствует. В зрелых щупальцах *D. rotundifolia* осмиофильные включения большего размера, чем в молодых, в последнем случае и сами железистые волоски выглядят бесцветными. По другим данным (Juniper et al., 1989), молодые железки *D. muscipula* и *D. lusitanicum* также не имеют окраски, но при созревании постепенно приобретают красный оттенок.

У *D. rotundifolia* мы выявили определенную закономерность в расположении наружных секреторных клеток, содержащих прозрачные или осмиофильные вакуоли. Оказалось, что в клетках на верхушке головок встречаются обычно электронно-прозрачные вакуоли; те же вакуоли, что имеют в своем составе осмиофильные глобулы, находятся и в клетках, образующих боковую поверхность железок. Практически полное отсутствие включений в вакуолях апикальных клеток объясняется механизмом происхождения этих вакуолей, а именно слиянием друг с другом крупных пузырьков Гольджи. Именно палисадным клеткам железистых волосков свойственна гиперфункция аппарата Гольджи, направленная на секрецию полисахаридной слизи, которая через разрывы в кутикуле выводится на поверхность и привлекает насекомых (Outenreath, Dauwalder, 1982; Муравник, 2000).

В других секреторных клетках *Drosera*, а также остальных представителей сем. *Droseraceae* обычно одновременно встречаются совершенно прозрачные вакуоли и вакуоли с темным осадком. По-видимому, они различаются по происхождению и выполняемой функции. Прозрачные вакуоли мы рассматриваем как литические, а вакуоли, содержащие темные включения, — как запасные. Существует точка зрения (Okita, Rogers, 1996), что функционально различные вакуоли могут присутствовать в одной и той же клетке. На одновременное нахождение в клетке запасных и литических вакуолей указывают и другие авторы (Robinson, Hinz, 1997).

Механизм образования вакуолей в клетках железок *Droseraceae* характеризуется своеобразием у каждого из изученных видов. Наибольший интерес вызывает процесс образования вакуолей у *Drosophyllum*, где они появляются в результате слияния расположенных на границе изолированного участка гиалоплазмы и постепенно разбухающих коротких элементов агранулярного эндоплазматического ретикулума. В момент появления этих вакуолей их содержимое совершенно прозрачно. Такие же картины ранее наблюдались в клетках кончиков корней (Hilling, Amelunxen, 1985), в развивающихся пыльниках кукурузы (Keijzer et al., 1996), в соцветиях у цветной капусты (Robinson, Hinz, 1997). C. Keijzer с соавт. (1996) характеризуют подобный процесс образования вакуолей как быстрый. В отличие от кончиков корней в тычиночных нитях кукурузы слияние элементов гладкого эндоплазматического ретикулума сначала приводило к появлению островков цитоплазмы, лишенных органелл. Аналогичные картины наблюдались нами у *Drosophyllum*. D. Robinson и G. Hinz (1997) считают, что именно те вакуоли, которые содержат гидролитические ферменты, могут формироваться описанным способом.

Полученная нами ультраструктурная характеристика запасных вакуолей выявляет следующую закономерность: головки железок *A. vesiculosa* очень светлые, в то же время в их клетках имеются крупные отложения осмиофильного осадка. По данным L. Adamec (1999), растения *A. vesiculosa* лишены антоцианинов, но содержат много плюмбагина (желтого пигмента). У *D. lusitanicum* в вакуолях присутствует только рыхлая сеть фибриллярных включений, а в качестве пигментов, придающих железкам

ярко-красный цвет, обнаруживаются флавонолы (Juniper et al., 1989). Относительно флавоноидов известно, что они хорошо растворимы в воде (Гудвин, Мерсер, 1986), тогда как нафтохиноны характеризуются меньшей гидрофильностью, но легко растворяются в спирте (Борзов и др., 1958). Таким образом, если в вакуолях находятся только антоцианины или флавоноиды, в них практически нет никаких включений; с другой стороны, присутствие гидрофобных нафтохинонов может быть одной из причин появления вакуолярного осадка. Исходя из наших данных можно предположить, что количество нафтохинонов в вакуолях *D. lusitanicum* уступает таковому в вакуолях *A. vesiculosa* либо эти вторичные метаболиты запасаются в другом компартменте. Для *D. muscipula* и *D. rotundifolia* характерны красные железки и крупный осадок в вакуолях. Мы считаем, что у этих растений в секреторных клетках одновременно присутствуют как антоцианины и/или флавонолы, так и нафтохиноны. Желтый цвет нафтохинонов маскируется красными флавоноидами, однако на отложение нафтохинонов в вакуолях указывают крупные осмиофильные включения.

Следует отметить, что все растительные фенолы, к которым относятся перечисленные выше пигменты, обладают способностью создавать комплексы с углеводами и белками (Spencer et al., 1988). Обнаружено дифференциальное окрашивание полифенолов в клетках паренхимы норвежской ели, что объясняется различием в их углеводном составе (Nagy et al., 2000). Наличие внутривакуолярных телец, связанных с антоцианинами и имеющих белковый матрикс, отмечается и в других работах (Markham et al., 2000). Кроме того, выявлено, что в состав вакуолей *Drosera* входят танины (Juniper et al., 1989), которые, как известно, тоже могут создавать комплексы (Гудвин, Мерсер, 1986). Ранее мы установили (Муравник, Иванова, 1999), что при фиксации растений *D. anglica* и *D. rotundifolia* с рутениевым красным и таниновой кислотой содержимое вакуолей в клетках пищеварительных железок практически полностью чернеет, это подтверждает наличие в вакуолях как таниноподобных соединений, так и белкового компонента. В этой же работе было получено доказательство присутствия в вакуолях у *Drosera* ионов Ca^{2+}, способствующих образованию нерастворимых комплексов. Поскольку в слизевых железках *D. lusitanicum* в отличие от вакуолей пищеварительных железок *D. muscipula* и *A. vesiculosa* белки не должны присутствовать в значительных количествах, образование ими гидрофобных комплексов с антоцианинами и нафтохинонами невозможно.

Зрелые железки *D. rotundifolia*, выросшие при слабом освещении, не имеют темно-красного цвета, что является указанием на то, что продукция пигмента является светозависимой. Аналогичная картина характерна и для привлекающих железок *D. lusitanicum* и *D. muscipula* (Juniper et al., 1989). По данным Adamec (1999), выращивание растений австралийской формы *A. vesiculosa* при естественном освещении способствовало появлению красного цвета у прежде зеленых растений. Связь концентрации пигментов с интенсивностью освещения была продемонстрирована в листьях растений *Phillyrea latifolia*, где обнаружилось больше флавоноидных гликозидов, чем у растений, выращенных в тени (Tattini et al., 2000).

Гидрофобные плюмбагин и 7-метилюглон образуются из тирозина через промежуточную стадию гомогентизиновой кислоты (Durand, Zenk, 1974, 1976). По такому же биохимическому пути идет синтез пластохинонов, убихинонов и токоферола (Гудвин, Мерсер, 1986), являющихся центральным компонентом большинства фотосинтетических и дыхательных электронно-транспортных цепей (Cogdell, 1988; Rich, 1996). Эти соединения синтезируются путем конденсации ароматического кольца с подходящим полипрениловым остатком, т. е. представляют собой терпеноидные хиноны. В. А. Пасешниченко (1995) предполагает, что пренилирование обусловливает увеличение липофильности изначально гидрофильных фенольных соединений. Подобного рода модификация связана с необходимостью транспорта метаболитов через мембраны или прикрепления к ним.

Таким образом, данные, полученные в настоящей работе, не отрицают наличия нафтохинонов в вакуолях, а лишь свидетельствуют о том, что их присутствие в этом компартменте не выявляется стандартными методиками для электронной микроско-

пии. Будучи гидрофобными веществами, нафтохиноны должны выпадать в осадок, однако этот осадок может быть замаскирован теми комплексами, которые другие фенольные соединения образуют в вакуолях с белками.

Следующим компартментом, в котором могут откладываться вторичные метаболиты, является клеточная оболочка. Впервые было продемонстрировано, что около 30% флавоноидов, присутствующих в лепестках *Eustoma grandiflorum*, накапливаются в клеточной стенке (Markham et al., 2000). В другой работе (Tattini et al., 2000) установлено, что флавоноидные гликозиды, к числу которых относятся лютеолин и кверцетин, обнаруживаются исключительно в секреторных продуктах железистых трихомов растений, т. е. проходят через клеточную стенку.

В нашем исследовании наибольших размеров клеточные оболочки достигают у *Drosophyllum*. Здесь помимо протуберанцев, свойственных секреторным клеткам всех представителей *Droseraceae*, образуются характерные клиновидные расширения верхней и нижней периклинальных стенок, вдающиеся в цитоплазму, которые существенно увеличивают объем апопластического пространства. Размеры клеток у *Drosophyllum* тоже оказались наибольшими среди всех изученных видов. Сопоставление с биохимическими результатами (Durand, Zenk, 1974) показало, что именно *D. lusitanicum* синтезирует плюмбагин в наибольшем количестве по сравнению с 15 другими видами из сем. *Droseraceae*. Таким образом, выявляется положительная корреляция между объемом, занимаемым клеточной оболочкой, и содержанием нафтохинонов.

Обращает на себя внимание специфическое строение кутикулы, наиболее толстой в железках *D. lusitanicum*. Слой кутинизированной оболочки в секреторных клетках *D. lusitanicum* в 8 раз толще, чем кутикула у *D. rotundifolia*, и в 2—3 раза толще, чем у *A. vesiculosa* и *D. muscipula*. В кутикулярном воске обнаружены флавоноиды (Markham et al., 2000). Мы предполагаем, что толстая клеточная оболочка и мощная кутикула у *D. lusitanicum* являются вместилищем большего количества пигментов, в том числе нафтохинонов, чем в железках у других представителей сем. *Droseraceae*.

Вакуоли и клеточная оболочка являются теми апопластическими компартментами, в которых запасаются пигменты. Однако органеллами, имеющими отношение к синтезу и модификации этих веществ, следует рассматривать эндоплазматический ретикулум и пластиды. Обсуждению ультраструктурных особенностей цитоплазмы секреторных клеток будет посвящена следующая публикация.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-48806).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борзов М. В., Айзенберг Л. Н., Межевалова А. Г. Юглон и его применение в медицине и ветеринарии. Кишинев, 1958. 114 с.

Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977. 208 с.

Васильев А. Е. Функциональная ультраструктура пищеварительных железок *Drosophyllum lusitanicum* (*Droseraceae*). 1. Секреторные клетки до стимуляции // Бот. журн. 2002. Т. 88. № 3. С. 1—17.

Гудвин Т., Мерсер Э. Введение в биохимию растений. М., 1986. Т. 2. 312 с.

Муравник Л. Е. Ультраструктура слизевых железок *Pinguicula vulgaris* (*Lentibulariaceae*) в ходе их развития и функционирования // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 11. С. 1523—1535.

Муравник Л. Е. Морфометрический подход к определению секреторной активности пищеварительных железок *Aldrovanda vesiculosa* (*Droseraceae*) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 4. С. 1—9.

Муравник Л. Е. Влияние стимуляции на ультраструктуру секреторных клеток железистых волосков некоторых представителей рода *Drosera* // Физиология растений. 2000. Т. 47. № 4. С. 614—623.

Муравник Л. Е., Васильев А. Е., Потапова Я. Ю. Ультраструктурные аспекты функционирования пищеварительных железок *Aldrovanda vesiculosa* L. // Физиология растений. 1995. Т. 42. № 1. С. 5—13.

Муравник Л. Е., Иванова А. Н. Локализация Ca^{2+} и Ca^{2+}-АТФазы в секреторных клетках железистых волосков листьев *Drosera* // Цитология. 1999. Т. 41. Вып. 5. С. 386—393.

Пасешниченко В. А. Регуляция терпеноидного биосинтеза в растениях и его связь с биосинтезом фенольных соединений // Физиология растений. 1995. Т. 42. Вып. 5. С. 787—804.
Adamec L. The biology and cultivation of red Australian *Aldrovanda vesiculosa* // Carnivorous Plant Newsletter. 1999. Vol. 28. N 4. P. 128—132.
Alfenito M. R., Souer E., Goodman C. D. et al. Functional complementation of anthocyanin seguestration in the vacuole by widely divergent glutathione S-transferases // Plant Cell. 1998. Vol. 10. P. 1135—1149.
Bendz G., Lindberg G. Naphthoquinones and anthocyanins from two *Drosera* species // Acta Chem. Scand. 1968. Vol. 22. P. 2722—2723.
Bendz G., Lindberg G. Pigments of some *Drosera species* // Acta Chem. Scand. 1970. Vol. 24. P. 1082—1083.
Budzianowski J. Naphthoquinones of *Drosera spathulata* from in vitro cultures // Phytochem. 1995. Vol. 40. N 4. P. 1145—1148.
Budzianowski J. Naphthohydroquinone glucosides of *Drosera rotundifolia* and *D. intermedia* from in vitro cultures // Phytochem. 1996. Vol. 42. N 4. P. 1145—1147.
Budzianowski J. Naphthoquinone glucosides of *Drosera gigantea* from in vitro cultures // Planta Med. 2000. Vol. 66. N 7. P. 667—669.
Cogdell R. The function of pigments in chloroplasts // Plant pigments. London; San Diego; N. Y., 1988. P. 183—230.
Culham A., Gornall R. J. The taxonomic significance of naphthoquinones in the *Droseraceae* // Biochem. Syst. Ecol. 1994. Vol. 22. P. 507—515.
Deus-Neumann B., Zenk M. H. Accumulation of alkaloids in plant vacuoles does not involve in a ion-trap mechanism // Planta. 1986. Vol. 166. P. 44—53.
Di Gregorio G. J., Di Palma J. R. Anthocyanin in *Dionaea muscipula* Ellis (Venus's flytrap) // Nature. 1966. Vol. 212. P. 1264—1265.
Durand R., Zenk M. H. Biosynthesis of plumbagin (5-hydroxy-2-methyl-1,4-naphthoquinone) via the acetate pathway in higher plants // Tetrah. Lett. 1971. Vol. 2. P. 3009—3012.
Durand R., Zenk M. H. The homogentisate ring-cleavage pathway in the biosynthesis of acetate-derived naphthoquinones of the *Droseraceae* // Phytochem. 1974. Vol. 13. P. 1483—1492.
Durand R., Zenk M. H. The biosynthesis of the naphthoquinone 7-D methyljuglone // Biochem. Physiol. Pflanz. 1976. Vol. 169. P. 213—217.
Fields P. G., Arnason J. T., Fulcher R. G. The spectral properties of *Hypericum perforatum* leaves: the implications for its photoactivated defences // Can. J. Bot. 1990. Vol. 68. N 5. P. 1166—1170.
Fineran B. A. Glandular trichomes in *Utricularia*: a review of their structure and function // Israel J. Bot. 1985. Vol. 34. P. 295—330.
Fineran B. A., Lee M. S. L. Organization of quadrifid and bifid hairs in the trap of *Utricularia monanthos* // Protoplasma. 1975. Vol. 84. N 1/2. P. 43—70.
Heslop-Harrison Y. Enzyme secretion and digest uptake in carnivorous plants // Perspectives in experimental biology. Oxford, N. Y., 1976. P. 463—476.
Heslop-Harrison Y., Knox R. B. A cytochemical study of the leaf-gland enzymes of insectivorous plants of the genus *Pinguicula* // Planta. 1971. Vol. 96. N 3. P. 183—211.
Hilling B., Amelunxen F. On the development of the vacuole. II. Further evidence for endoplasmic reticulum origin // Europ. J. Cell Biol. 1985. Vol. 38. P. 195—200.
Juniper B. E., Robins R. J., Joel D. M. The carnivorous plants. London, 1989. 353 p.
Keijzer C. J., Reinders M. C., Leferink-Ten Klooster H. B. The mechanics of the grass flower: the extension of the staminal filaments and the lodicules of maize // Ann. Bot. 1996. Vol. 77. N 6. P. 675—683.
Kolalite M. R. Comparative analysis of ultrastructure of glandular trichomes in two *Nepeta cataria* chemotypes (*N. cataria* and *N. cataria* var. *citriodora*) // Nord. J. Bot. 1998. Vol. 18. N 5. P. 589—598.
Markham K. R., Ryana K. G., Gouldb K. S., Rickardsc G. K. Cell wall sited flavonoids in lisianthus flower petals // Phytochem. 2000. Vol. 54. N 7. P. 681—687.
Miyoshi E., Shizuri Y., Yamamura S. Isolation and structures of diomuscinone and diomuscipulone from *Dionaea muscipula* // Phytochem. 1984. Vol. 23. P. 2385—2387.
Mol J., Grotewold E., Koes R. How genes paint flowers and seeds // Trends in Plant Science. 1998. Vol. 3. N 6. P. 212—217.
Nagy N. E., Franceschi V. R., Solheim H. et al. Wound-induced traumatic resin duct development in stems of Norway spruce (*Pinaceae*): anatomy and cytochemical traits // Can. J. Bot. 2000. Vol. 78. N 3. P. 302—313.
Okita T. W., Rogers J. C. Compartmentation of proteins in the endomembrane system of plant cells // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1996. Vol. 47. P. 327—350.
Outenreath R. L., Dauwalder M. Ultrastructural and radioautographic studies of the digestive glands of *Drosera capensis*. I. Development and mucilage secretion // J. Ultrastr. Res. 1982. Vol. 80. N 1. P. 71—88.
Rich P. R. Quinone binding sites of membrane proteins as targets for inhibitors // Pesticide Science. 1996. Vol. 47. N 3. P. 287—296.
Robinson D. G., Hinz G. Vacuole biogenesis and protein transport to the plant vacuole — a comparison with the yeast vacuole and the mammalian lysosome // Protoplasma. 1997. Vol. 197. P. 1—25.
Russell M. C. Colouring matters from the western Australian sundews. II. The release of free pigments // West. Austral. Naturalist. 1959. Vol. 7. P. 30—34.
Schnepf E. Quantitative Zusammenhange zwischen der Sekretion des Fangschleimes und den Golgi-Strukturen bei *Drosophyllum lusitanicum* // Zeitschr. Naturforsch. 1961. Bd 16. Hf 9. S. 605—610.

Schnepf E. Zur Cytologie und Physiologie pflanzlicher Drusen. I. Über den Fangschleim der Insektivoren // Flora. 1963. Bd 153. S. 1—22.

Spencer C. M., Cai Y., Martin R. et al. Polyphenol complexation — some thoughts and observations // Phytochem. 1988. Vol. 27. P. 2397—2409.

Tattini M., Gravano E., Pinelli P. et al. Flavonoids accumulate in leaves and glandular trichomes of *Phillyrea latifolia* exposed to excess solar radiation // New Phytol. 2000. Vol. 148. N 1. P. 69—77.

Thomson R. H. Naturally occurring quinones. London, 1987.

Vassilyev A. E. Quantitative ultrastructural data of secretory duct epithelial cells in *Rhus toxicodendron* // Int. J. Plant Sci. 2000. Vol. 161. N 4. P. 615—630.

Vassilyev A. E., Muravnik L. E. The ultrastructure of the digestive glands in *Pinguicula vulgaris* L. (*Lentibulariaceae*) relative to their function. I. The changes during maturation // Ann. Bot. 1988a. Vol. 62. N 4. P. 329—341.

Vassilyev A. E., Muravnik L. E. The ultrastructure of the digestive glands in *Pinguicula vulgaris* L. (*Lentibulariaceae*) relative to their function. II. The changes on stimulation // Ann. Bot. 1988b. Vol. 62. N 4. P. 343—351.

Wiermann R. Secondary plant products and cell and tissue differentiation // The biochemistry of plants. N. Y., 1981. Vol. 7. P. 85—116.

Wink M. The plant vacuole: a multifunctional compartment // J. Exp. Bot. 1993. Vol. 44 (Suppl.). P. 231—246.

Zenk M. H., Furbringer M., Steglich W. Occurrence and distribution of 7-methyljuglone and plumbagin in the *Droseraceae* // Phytochem. 1969. Vol. 8. P. 2199—2200.

SUMMARY

The leaf gland ultrastructure of four *Droseraceae* genera (*Drosophyllum lusitanicum* L., *Dionaea muscipula* Ellis, *Drosera rotundifolia* L. and *Aldrovanda vesiculosa* L.) was studied in the context of naphthoquinone localization. Naphthoquinone composition is genus-specific. Vacuolar content and mechanisms of vacuole formation are different in the examined genera. Both lytic and storage vacuoles are found at the same time in secretory cells. Deposit in the storage vacuoles may contain hydrophobic naphthoquinones and complexes of soluble flavonoids with carbohydrates and proteins. Another compartment for the toxic secondary methabolite accumulation is the cell wall, particularly its cuticle. Secretory cells of *D. lusitanicum* have the thickest (0.4—0.6 μm) cuticle.

УДК 581.1

© С. Н. Шереметьев

ВОДНЫЙ РЕЖИМ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ НА ГРАДИЕНТЕ ВЛАЖНОСТИ ПОЧВЫ. III. СОДЕРЖАНИЕ ВОДЫ В ЛИСТЬЯХ

S. N. SHEREMETJEV. WATER REGIME OF HERBACEOUS PLANTS ON A SOIL MOISTURE GRADIENT. III. LEAF WATER CONTENT

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс: (812) 234-45-12
E-mail: snsh@nm.ru
Поступила 25.03.2002

Проведен анализ содержания воды в листьях 61 вида травянистых растений из 16 сообществ, произрастающих на широком градиенте влажности почвы. Весь массив исходных данных содержания воды в листьях растений имеет среднее значение 2.355 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$. Типичные значения этого показателя на градиенте влажности почвы не превышают 5 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$. Наиболее заметные различия по оводненности листьев можно увидеть между видами однодольных и двудольных склерофитов. Соответствующие средние значения этого признака равны 1.889 и 2.278 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$. Типичные значения оводненности листьев для однодольных склерофитов находятся в пределах 0.9—3.3 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$, для двудольных — между 1.0—3.8 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$. Однодольные суккуленты демонстрируют более широкий размах колебаний этого показателя — 2.4—6.3 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$, тогда как двудольный суккулент с коронарным синдромом (*Anabasis brevifolia*) больше похож в этом отношении на двудольные склерофиты — 1.7—3.5 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$. Показана тесная связь площади листьев с количеством воды и сухой массы в них. Рассчитаны показатели удельной массы сухого вещества (*SLD*), удельной массы воды (*SLW*), удельной массы свежих листьев (*SLF*), удельной площади листьев (*SLA*). Выявлены корреляции *SLD* с парциальными объемами проводящей ткани у однодольных и двудольных, губчатой паренхимы у однодольных и паренхимной обкладкой пучков у двудольных. Средние для каждого экотопа уровни оводненности листьев тесно связаны с влажностью почвы. Динамика средневидовых значений оводненности листьев на градиенте влажности почвы у видов однодольных и двудольных растений заметно различается. Ширина зоны разброса средневидовых величин увеличивается от аридной к гумидной части градиента. Изучение структурно-функциональных корреляций показало, что оводненность листьев связана преимущественно со свободным пространством мезофилла. Сделаны предположения: а) наименее оводнены и наиболее лигнифицированы у однодольных растений — проводящая ткань и губчатая паренхима, у двудольных — проводящая ткань и паренхимная обкладка пучков; б) из клеток ксилемы проводящих пучков у однодольных растений вода преимущественно поступает в паренхимную обкладку пучков и столбчатую паренхиму, у видов двудольных — в ткани губчатой и столбчатой паренхимы; в) в травяных сообществах аридных экосистем относительно высокое сходство оводненности листьев у склерофитов может быть обусловлено жестким экотопическим отбором; наблюдаемое разнообразие средних величин содержания воды в гумидных экотопах является отражением дифференциации экониш; г) различия между видами на градиенте влажности почвы носят в основном «структурноспецифический» характер, что связано с таксономической принадлежностью, особенно такого высокого ранга, как однодольные и двудольные.

Ключевые слова: травянистые растения, водный режим, содержание воды в листьях, градиент влажности почвы, однодольные растения, двудольные растения.

Содержание воды в листьях является часто используемым показателем для характеристики состояния водного режима растений в разных условиях произрастания (Горшкова, 1970, 1971; Алексеенко, 1976; Свешникова, 1979; Бобровская 1985, 1991, и др.). Содержание воды определяется обычно 3 способами как отношение количества воды в навеске к: 1) сырой массе ткани; 2) сухой массе ткани; 3) массе воды в полностью насыщенной водой ткани (Слейчер, 1970; Koide et al., 1989). Если в отечественной литературе для оценки оводненности листьев применяют преимущественно первый и, несколько реже, второй способы, то в зарубежных публикациях,

за редкими исключениями (см., например, Graham, Nobel, 1999; Herrera et al., 2000; Khan et al., 2000; Migahid, Elhaak, 2001), используют третий (т. е. определяют «относительное содержание воды»). Содержание воды в листьях является одним из важных параметров водообмена при проведении сравнительных исследований, поскольку достаточно хорошо отражает условия почвенного водоснабжения и общее состояние растений в этих условиях. Вместе с тем существует мнение об ограниченности использования этого показателя в качестве самостоятельного признака, поскольку в совершенно несходных экологических условиях можно встретить растения, оводненные практически одинаково (Бобровская, 1991). Мы попытаемся разобраться в этом вопросе, исследовав особенности изменений оводненности листьев у большой группы растений на широком градиенте влажности почвы. С этой целью: 1) дана статистическая характеристика содержания воды в листьях на градиенте влажности почвы; 2) проведен анализ закономерностей изменения средних показателей и их варьирования на этом градиенте.

Материал и методика

Исследования проводили в вегетационные периоды 1982—1989, 1991, 1995—1997 гг. в 16 сообществах травяных экосистем, расположенных более или менее равномерно на широком градиенте влажности почвы (от 4 до 140 мм в верхнем 30-сантиметровом слое почвы) (табл. 1).

Объектами наблюдений были представители 61 вида растений, из которых подавляющее большинство — травянистые и два — полукустарнички (*Anabasis brevifolia* C. A. Mey. и *Artemisia frigida* Willd.). Поскольку некоторые виды встречались не в одном, а в разных сообществах, то число объектов наблюдений было несколько больше, чем видов, а именно 82 (табл. 2). Здесь нет возможности останавливаться на характеристике каждого вида. Отметим только, что основная масса корней у подавляющего большинства видов располагалась в верхнем слое почвы (до 30 см). Это было обусловлено как биологическими особенностями растений, так и свойствами почво-грунтов, на которых они произрастали.

ТАБЛИЦА 1

Краткая характеристика сообществ и условий произрастания во время проведения наблюдений

№ п/п	Характеристика сообщества	Место и год проведения наблюдений	Средние значения за период наблюдений			
			запаса влаги в 30-сантиметровом слое почвы, мм	температуры воздуха, °C	дефицита влажности воздуха, мб	освещенности, кал · см$^{-2}$ · мин$^{-1}$
1	**Разнотравно-днепровскоковыльное** (псаммофитная степь, почвы дернового ряда с песчаным аллювием)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская обл. (1996 г.)	3.9	34.7	44.1	0.75
2	**Ковыльково-луково-баглуровое** (остепненная пустыня, палевобурая супесчаная почва) (естественное местообитание)	Сомон Шинэ-Джинст, Заалтайская Гоби, Монголия (1983 г.)	13.1	23.7	20.4	0.81

№ п/п	Характеристика сообщества	Место и год проведения наблюдений	Средние значения за период наблюдений			
			запаса влаги в 30-сантиметровом слое почвы, мм	температуры воздуха, °С	дефицита влажности воздуха, мб	освещенности, кал · см$^{-2}$ · мин$^{-1}$
3	**Псаммофитно-степное злаковое** (псаммофитная степь, почвы дернового ряда с песчаным аллювием)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская обл. (1982 г.)	13.6	22.9	14.6	—
4	**Сообщество криофитных подушечников** (высокогорная мелкодерновиннозлаковая степь, горная степная почва)	Сомон Мунх-Хайрхан, Монгольский Алтай (1991 г.)	14.0	17.1	13.6	—
5	**Кобрезиевое сообщество** (высокогорная мелкодерновиннозлаковая степь, горная степная почва)	То же	20.9	17.2	13.9	—
6	**Ковыльково-луково-баглуровое** (остепненная пустыня, палевобурая супесчаная почва) (участок с искусственным поливом)	Сомон Шинэ-Джинст, Заалтайская Гоби, Монголия (1983 г.)	21.2	23.7	20.4	0.81
7	**Твердоосочково-змеевковое** (остепненный луг; почвы дернового ряда с песчаным и супесчаным аллювием)	Пойма р. Орхон, сомон Шаамар, Северная Монголия (1988 г.)	37.1	24.2	13.4	0.87
8	**Ковыльно-разнотравно-вострецовое** (настоящая степь, лугово-каштановая остепненная почва)	Сомон Туменцогт, Восточная Монголия (1984—1985 г.)	50.3	21.1	11.6	0.77
9	**Кровохлебковое** (среднепоемный настоящий луг, почвы лугового ряда с суглинистым аллювием)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская обл. (1997 г.)	55.9	26.1	19.1	0.78
10	**Крупноразнотравное** (среднепоемный настоящий луг, почвы лугового ряда с супесчаным и суглинистым аллювием)	То же (1982 г.)	66.8	18.8	8.8	—

№ п/п	Характеристика сообщества	Место и год проведения наблюдений	Средние значения за период наблюдений			
			запаса влаги в 30-сантиметровом слое почвы, мм	температуры воздуха, °С	дефицита влажности воздуха, мб	освещенности, кал · см$^{-2}$ · мин$^{-1}$
11	**Крупноразнотравное с осокой лисьей** (долгопоемный настоящий луг, почвы лугового ряда с суглинистым аллювием)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская обл. (1982 г.)	93.0	20.5	9.8	—
12	**Злаково-осоковое** (долгопоемный настоящий луг, почвы болотного ряда с глинистым и иловатым аллювием)	Пойма р. Орхон, Сомон Шаамар, Северная Монголия (1986 г.)	99.6	21.8	8.6	12.4
13	**Осоково-разнотравно-злаковое** (долгопоемный настоящий луг, почвы лугового ряда с суглинистым аллювием)	То же (1987 г.)	104.0	22.3	14.2	0.84
14	**Крупноразнотравно-дернистоосоковое** (заболоченный луг, почвы болотного ряда с глинистым и иловатым аллювием)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская обл. (1995 г.)	111.5	25.3	18.4	0.71
15	**Злаково-богаторазнотравное** (заболоченный луг, почвы лугового ряда с суглинистым аллювием)	Пойма р. Орхон, Сомон Шаамар, Северная Монголия (1987 г.)	123.5	22.6	13.7	1.31
16	**Остроосоковое** (участок прибрежноводной растительности, песчанная почва прибрежной зоны озера)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская обл. (1996 г.)	143.9	21.6	11.6	0.26

Содержание воды (WC — Water Content) каждого объекта наблюдений было подробно изучено (весовым методом) в дневной и сезонной динамике. Параллельно вели наблюдения за температурой и влажностью воздуха и почвы, освещенностью, скоростью ветра. Содержание воды пересчитывали на сухую массу навесок. Однако для совместимости с результатами других авторов в табл. 2 приведены значения оводненности листьев, рассчитанные в иных единицах измерения (в mmol · $g^{-1}_{dry\ mass}$ и процентах от сырой массы листьев).

ТАБЛИЦА 2

Средние значения и показатели вариации содержания воды (WC), выраженного в $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$ (столбец $\bar{x}_1$), а также в $mmol \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$ (столбец $\bar{x}_2$) и процентах от сырой массы листьев (столбец $\bar{x}_3$)

№ участка по табл. 1	№ объекта	Виды	Экологический тип	WC					
				n	$\bar{x}_1$	s_{x_r}	Cv, %	$\bar{x}_2$	$\bar{x}_3$
1	1	*Artemisia austriaca* Jacq.	К	94	0.798	0.240	30.1	44.3	44.4
	2	*Carex colchica* J. Gay	К	94	0.903	0.219	24.3	50.1	47.4
	3	*Galium ruthenicum* Willd.	К	94	0.989	0.274	27.7	54.9	49.7
	4	*Stipa borysthenica* Klok. ex Prokud.	К	94	0.631	0.111	17.5	35.0	38.7
	5	*Trifolium arvense* L.	К	52	0.900	0.189	21.0	50.0	47.7
	6	*Veronica spicata* L.	К	94	0.692	0.133	19.2	38.4	40.9
Суммы и средние для сообщества				**522**	**0.812**	**0.240**	**29.5**	**45.1**	**44.8**
2	7	*Allium polyrhizum* Turcz. ex Regel	С	177	4.510	0.935	20.7	250.2	81.9
	8	*Anabasis brevifolia* C. A. Mey.	СК	179	2.096	0.387	18.5	116.3	67.7
	9	*Stipa glareosa* P. Smirn.	МК	176	1.043	0.185	17.7	57.9	51.1
Суммы и средние для сообщества				**532**	**2.551**	**1.566**	**61.4**	**141.5**	**71.8**
3	10	*Artemisia marschalliana* Spreng.	МК	52	2.367	0.336	14.2	131.4	70.3
	11	*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth	К	50	1.627	0.201	12.4	90.3	61.9
	12	*Potentilla arenaria* Borkh.	МК	38	1.345	0.410	30.5	74.6	57.4
	13	*Stipa borysthenica*	К	38	0.958	0.165	17.2	53.2	48.9
	14	*Veronica spicata*	К	40	1.772	0.245	13.8	98.3	63.9
Суммы и средние для сообщества				**218**	**1.664**	**0.553**	**33.2**	**92.4**	**62.5**
4	15	*Artemisia frigida* Willd.	К	58	1.474	0.206	14.0	81.8	59.6
	16	*Aster alpinus* L.	К	58	2.128	0.372	17.5	118.1	68.0
	17	*Oxytropis oligantha* Bunge	К	62	1.922	0.122	6.3	106.7	65.8
	18	*Saussurea leucophylla* Schrenk	К	62	1.689	0.183	10.8	93.7	62.8
Суммы и средние для сообщества				**240**	**1.803**	**0.338**	**18.8**	**100.1**	**64.3**
5	19	*Carex stenocarpa* Turcz. ex V. Krecz.	К	52	1.398	0.088	6.3	77.6	58.3
	20	*Festuca lenensis* Drob.	К	52	0.997	0.098	9.8	55.3	49.9
	21	*Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori et Paol.	К	52	1.284	0.068	5.3	71.2	56.2
	22	*Oxytropis oligantha*	МК	52	2.083	0.169	8.1	115.6	67.6
	23	*Saussurea leucophylla*	МК	52	2.104	0.189	9.0	116.8	67.8
Суммы и средние для сообщества				**260**	**1.573**	**0.464**	**29.5**	**87.3**	**61.1**
6	24	*Allium polyrhizum*	С	180	4.505	0.463	10.3	250.0	81.8
	25	*Anabasis brevifolia*	СК	180	2.795	0.536	19.2	155.1	73.6
	26	*Stipa glareosa*	МК	172	1.155	0.213	18.4	64.1	53.6
Суммы и средние для сообщества				**532**	**2.843**	**1.430**	**50.3**	**157.8**	**74.0**
7	27	*Carex duriuscula* C. A. Mey.	К	230	1.475	0.137	9.3	81.8	59.6

№ участка по табл. 1	№ объекта	Виды	Экологический тип	WC					
				n	$\bar{x}_1$	s_{x_r}	Cv, %	$\bar{x}_2$	$\bar{x}_3$
	28	*Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng	К	228	1.506	0.162	10.8	83.6	60.1
	29	*Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel.	К	230	1.673	0.106	6.3	92.8	62.6
	30	*Potentilla bifurca* L.	МК	228	1.574	0.181	11.5	87.3	61.1
Суммы и средние для сообщества				**916**	**1.557**	**0.167**	**10.7**	**86.4**	**60.9**
8	31	*Artemisia frigida*	МК	440	2.083	0.483	23.2	115.6	67.6
	32	*Iris dichotoma* Pall.	С	437	4.724	0.645	13.7	262.1	82.5
	33	*Leymus chinensis*	МК	442	1.458	0.180	12.3	80.9	59.3
	34	*Potentilla tanacetifolia* Willd. ex Schlecht.	МК	416	1.793	0.237	13.2	99.5	64.2
	35	*Pulsatilla turczaninovii* Kryl. et Serg.	МК	440	2.044	0.350	17.1	113.4	67.1
	36	*Stipa krylovii* Roshev.	К	442	0.949	0.108	11.4	52.7	48.7
Суммы и средние для сообщества				**2617**	**2.174**	**1.265**	**58.2**	**120.6**	**68.5**
9	37	*Calamagrostis epigeios*	МК	120	1.504	0.110	7.3	83.4	60.1
	38	*Carex melanostachya* Bieb. ex Willd.	МК	120	1.507	0.109	7.2	83.6	60.1
	39	*Galium ruthenicum*	МК	120	2.331	0.310	13.3	129.3	70.0
	40	*Lythrum virgatum* L.	КМ	120	1.624	0.171	10.5	90.1	61.9
	41	*Sanguisorba officinalis* L.	КМ	120	1.797	0.242	13.5	99.7	64.3
	42	*Tanacetum vulgare* L.	М	120	2.289	0.252	11.0	127.0	69.6
Суммы и средние для сообщества				**720**	**1.842**	**0.405**	**22.0**	**102.2**	**64.8**
10	43	*Carex melanostachya*	К	34	1.503	0.153	10.2	83.4	60.1
	44	*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.	КМ	34	1.919	0.206	10.7	106.5	65.7
	45	*Galium rubioides* L.	МК	34	2.394	0.390	16.3	132.8	70.5
	46	*Sanguisorba officinalis*	М	34	2.326	0.194	8.3	129.1	69.9
Суммы и средние для сообщества				**136**	**2.036**	**0.437**	**21.5**	**113.0**	**67.1**
11	47	*Carex vulpina* L.	МК	50	1.774	0.251	14.1	98.5	64.0
	48	*Cirsium incanum* (S. G. Gmel.) Fisch.	М	50	3.968	0.440	11.1	220.2	79.9
	49	*Galium rubioides*	МК	50	2.250	0.273	12.1	124.8	69.2
	50	*Veronica longifolia* L.	КМ	50	2.223	0.164	7.4	123.4	69.0
	51	*Vicia cracca* L.	М	50	2.324	0.385	16.6	128.9	69.9
Суммы и средние для сообщества				**250**	**2.508**	**0.820**	**32.7**	**139.2**	**71.5**
12	52	*Alopecurus arundinaceus* Poir.	МК	280	2.394	0.393	16.4	132.8	70.5
	53	*Carex atherodes* Spreng.	МК	284	2.037	0.188	9.2	113.0	67.1
	54	*Carex lithophila* Turcz.	МК	284	1.931	0.186	9.6	107.2	65.9
	55	*Elytrigia repens* (L.) Nevski	МК	242	1.872	0.420	22.4	103.9	65.2
	56	*Iris sibirica* L.	С	284	2.767	0.362	13.1	153.5	73.5
	57	*Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert.	КМ	286	2.500	0.344	13.8	138.7	71.4
	58	*Polygonum sibiricum* Laxm.	М	284	3.379	0.976	28.9	187.5	77.2
Суммы и средние для сообщества				**1944**	**2.423**	**0.690**	**28.5**	**134.5**	**70.8**

№ участка по табл. 1	№ объекта	Виды	Экологический тип	WC					
				n	$\bar{x}_1$	s_{x_r}	Cv, %	$\bar{x}_2$	$\bar{x}_3$
13	59	*Agrostis mongholica* Roshev.	МК	239	2.734	0.302	11.0	151.7	73.2
	60	*Anemone dichotoma* L.	М	240	3.212	0.460	14.3	178.2	76.3
	61	*Carex atherodes*	МК	240	2.028	0.175	8.6	112.5	67.0
	62	*Poa angustifolia* L.	К	240	1.665	0.095	5.7	92.4	62.5
	63	*Thalictrum simplex* L.	КМ	239	2.399	0.261	10.9	133.1	70.6
	64	*Vicia cracca*	М	240	2.799	0.464	16.6	155.3	73.7
Суммы и средние для сообщества				**1438**	**2.473**	**0.606**	**24.5**	**137.2**	**71.2**
14	65	*Carex cespitosa* L.	МК	224	1.979	0.230	11.6	109.8	66.4
	66	*Filipendula ulmaria*	КМ	224	1.642	0.236	14.4	91.1	62.2
	67	*Iris pseudacorus* L.	КМ	226	2.907	0.446	15.4	161.3	74.4
	68	*Sanguisorba officinalis*	М	228	2.092	0.277	13.3	116.1	67.7
	69	*Valeriana wolgensis* Kazak.	КМ	228	3.721	0.495	13.3	206.5	78.8
	70	*Veronica longifolia*	КМ	226	2.390	0.293	12.2	132.6	70.5
Суммы и средние для сообщества				**1356**	**2.458**	**0.770**	**31.3**	**136.4**	**71.1**
15	71	*Artemisia laciniata* Willd.	М	238	3.203	0.565	17.6	177.7	76.2
	72	*Bromopsis inermis* (Leys.) Holub	МК	168	2.044	0.246	12.0	113.4	67.1
	73	*Hemerocallis minor* Mill.	С	232	3.316	0.406	12.2	184.0	76.8
	74	*Leymus chinensis*	МК	238	1.805	0.180	10.0	100.2	64.3
	75	*Potentilla anserina* L.	М	238	2.044	0.219	10.7	113.4	67.1
	76	*Sanguisorba officinalis*	М	238	2.369	0.383	16.2	131.5	70.3
Суммы и средние для сообщества				**1352**	**2.481**	**0.695**	**28.0**	**137.7**	**71.3**
16	77	*Alisma plantago-aquatica* L.	Гд	138	4.981	0.563	11.3	276.4	83.3
	78	*Butomus umbellatus* L.	Гд	118	6.609	0.816	12.3	366.7	86.9
	79	*Carex acuta* L.	Гг	138	2.142	0.235	11.0	118.8	68.2
	80	*Lycopus europaeus* L.	Гг	138	3.895	0.519	13.3	216.2	79.6
	81	*Sagittaria sagittifolia* L.	Гд	138	5.968	0.596	10.0	331.2	85.6
	82	*Sparganium erectum* L.	Гд	138	4.889	0.466	9.5	271.3	83.0
Суммы и средние для сообщества				**808**	**4.701**	**1.536**	**32.7**	**260.9**	**82.5**

Примечание. n — число наблюдений, $\bar{x}$ — средние, s_x — стандартные отклонения, Cv — коэффициенты вариации. Экологический тип по отношению к почвенному увлажнению: Гд — гидрофит, Гг — гигрофит, М — мезофит, КМ — ксеромезофит, МК — мезоксерофит, К — ксерофит, С — суккулент, СК — суккулент с коронарным синдромом (по: Шереметьев, 1991, с измен.).

Были подробно изучены структурные характеристики листьев (парциальные объемы эпидермиса, губчатой и столбчатой паренхимы, паренхимной обкладки пучков, проводящей ткани, водоносной паренхимы, межклеточных пространств столбчатой и губчатой паренхимы, воздушных полостей) у 24 видов растений, произрастающих в Хопёрском заповеднике (сообщества под номерами 1, 7, 12 и 14 в табл. 1, 2). Измерения площадей поперечного сечения и парциальных объемов клеток и тканей проводили в 4—7-кратной повторности с использованием программы UTHSCSA Image Tool (http://macorb.uthscsa.edu/dig/itdesc.html).

Данные обрабатывали с помощью стандартных статистических методов. Множественный регрессионный анализ проводили с помощью программы StepRegression (http://excelstat.newmail.ru). Эта программа позволяет проводить симметризующие

преобразования переменных, оценивать вес влияния каждой переменной на отклик и подбирать наиболее адекватную реальным данным структуру уравнений (см.: Шереметьев, Жаргалсайхан, 1991).

Коэффициенты парной (r^2) и множественной (R^2) детерминации, приводимые в работе, статистически достоверны на доверительном уровне $P = 0.95$.

Результаты и их обсуждение

Статистический анализ содержания воды в листьях у видов однодольных и двудольных растений

Весь массив исходных данных содержания воды в листьях растений имеет среднее значение $\bar{x} = 2.355\ g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$ и стандартное отклонение $s_x = 1.172\ g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$ (n = 13 837). Ряд распределения имеет положительную асимметрию с модой, равной 2.0 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$, а 90 % его значений (вариант) находятся в диапазоне 0.932—4.878 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$ (квантили порядков 0.05 и 0.95) (5 % вариант выше квантиля 0.95 распределены в диапазоне 4.878—9.167 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$). Можно сказать, что типичные значения содержания воды в листьях травянистых растений на градиенте влажности почвы не превышают 5 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$.

Однако это касается всего массива исходных данных. Если провести более детальное исследование, разбив выборку на группы однодольных и двудольных растений и выделив из этих групп виды со способностью накапливать воду в специализированных тканях (суккуленты[1]), то картина статистического описания заметно изменится.

Несуккулентные виды (склерофиты) однодольных и двудольных растений различаются по содержанию воды в листьях: у однодольных склерофитов ее заметно меньше, чем в листьях двудольных (табл. 3). Статистическая оценка разности средних показывает, что она в высокой степени достоверна ($P < 0.001$; соответствующие объемы выборок равны 5811 и 5875, дисперсии — 0.950 и 0.683, t-критерий Стьюдента — 23.2). Достоверные статистические различия по оводненности листьев между этими группами растений наблюдаются на всем протяжении градиента влажности почвы (рис. 1, *а*). Эти различия наиболее велики в аридной и средней частях

ТАБЛИЦА 3

Статистические показатели содержания воды ($g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$) в листьях разных групп растений

Группа	n	$\bar{x}$	s_x	Mo	Me	$q_{0.05}$	$q_{0.95}$
Склерофиты							
однодольные	5811	1.889	0.975	1.0	1.715	0.874	3.263
двудольные	5875	2.278	0.827	2.0	2.150	1.017	3.835
Суккуленты							
однодольные	1792	4.096	1.211	5.0	4.045	2.436	6.313
двудольные	359	2.447	0.584	1.815	2.330	1.661	3.495
Все виды	13837	2.355	1.172	2.0	2.059	0.932	4.878

Примечание. Mo — мода; Me — медиана; $q_{0.05}$ — квантиль порядка 0.05; $q_{0.95}$ — квантиль порядка 0.95.

[1] К числу однодольных суккулентов относятся следующие виды: *Allium polyrhizum*, *Hemerocallis minor*, *Iris dichotoma*, *I. pseudacorus*, *I. sibirica*, а также *Butomus umbellatus* (с водоносной обкладкой пучков) и *Sparganium erectum* (имеющий специализированную водоносную ткань). В группе двудольных растений имеется только один суккулент (с коронарной обкладкой пучков) — *Anabasis brevifolia*.

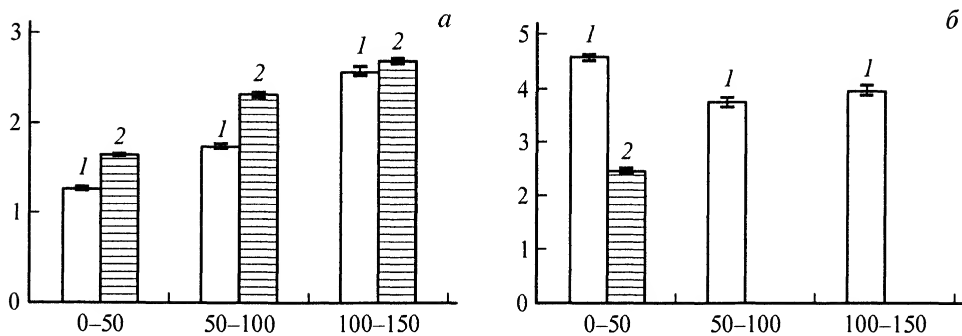


Рис. 1. Содержание воды в листьях однодольных (*1*) и двудольных (*2*) склерофитов (*а*) и суккулентов (*б*) в разных частях градиента влажности почвы.

По оси абсцисс — запас воды в верхнем (0—30 см) слое почвы, mm; по оси ординат — содержание воды в листьях, $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$.

градиента,[2] в гумидной его части они становятся заметно меньше. Верхние пределы типичных изменений признака также ниже у однодольных склерофитов по сравнению с двудольными. У однодольных склерофитов типичные значения (между квантилями порядков 0.05 и 0.95) содержания воды в листьях на всем градиенте влажности почвы заключены в границах 0.9—3.3 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$, у двудольных — в пределах 1.0—3.8 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$.

Среднее содержание воды в листьях однодольных суккулентов значительно выше такового в листьях склерофитов (табл. 3). Высокая оводненность листьев однодольных суккулентов наблюдается в любых частях градиента влажности почвы, причем в аридной части градиента она даже выше, чем в средней и гумидной его частях (рис. 1, *б*). Количество воды в афилльных побегах *Anabasis brevifolia* (двудольного суккулента с коронарным синдромом) несколько больше, чем у склерофитов, однако заметно меньше, чем у однодольных суккулентов (табл. 3; рис. 1, *б*). В целом можно констатировать очень высокое содержание воды в ассимилирующих органах суккулентов в любых частях градиента влажности почвы.[3] Это может быть связано как с анатомическими, так и функциональными особенностями этих растений. У суккулентов (особенно у видов с коронарным синдромом, способных к C_4 — САМ-фотосинтезу, подобно *Anabasis brevifolia*) резервирование воды во внутренних тканях способствует более прочному ее удержанию и лучшему контролю над ее расходом (Гамалей, 1988).

Связь количества воды и сухой массы в листьях с их площадью

Исследование зависимости площади листьев от количества воды и сухой массы в них представляет несомненный интерес, несмотря на то что этот вопрос на первый взгляд прямо не связан с водообменом растений. Однако при детальном его исследовании можно выявить тренды изменений плотности листьев и удельного количества воды в них на градиенте влажности почвы. Помимо этого, данный вопрос имеет и важное самостоятельное значение для аналитического определения площади листьев по их весовым параметрам.

---

[2] Для удобства анализа градиент влажности почвы был разделен на три примерно равные части: аридную с запасами воды (в слое почвы 0—30 см) до 50 мм, среднюю — с запасами воды от 50 до 100 мм и гумидную — с запасами воды от 100 до 150 мм.

[3] Это создает определенные трудности при анализе связей содержания воды с факторами среды, а также с другими показателями водного режима и анатомической структурой листьев растений. Поэтому при анализе таких связей использовались данные только по однодольным и двудольным склерофитам (в подписях к рисункам отмечено, когда анализ относится именно к этим группам растений).

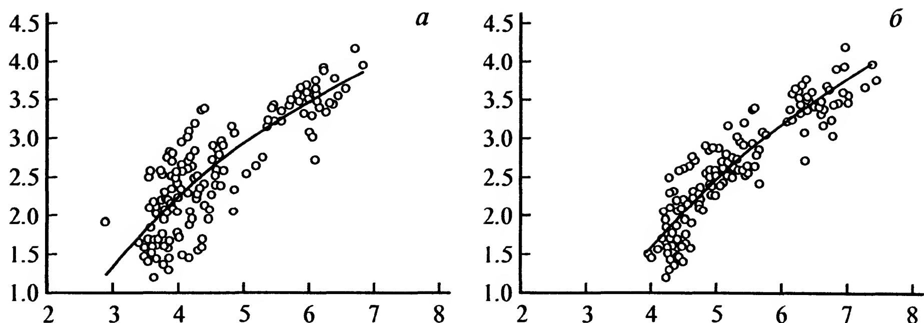


Рис. 2. Зависимость площади листьев однодольных и двудольных растений от массы сухого вещества (*а*) и воды (*б*) в них.

По оси абсцисс — натуральные логарифмы сухого вещества (*а*) и воды (*б*), mg; по оси ординат — натуральные логарифмы площади листьев, cm^2.

С этой целью мы исследовали выборку, состоящую из видов, произрастающих в сообществах под номерами (табл. 1, 2) 1, 7, 12 и 14 (кроме *Butomus umbellatus* — вида, у которого очень объемные, треугольные в поперечном сечении листья). Выборка состояла из 156 точек (5—10-кратная повторность для каждого вида). Были определены площади листьев, их сырая и абсолютно сухая массы, количество воды в них.

Корреляционный анализ выявил достаточно тесную зависимость площади листьев от количества сухой массы ($r^2 = 0.700$; рис. 2, *а*). Более тесная связь существует между площадью листьев и количеством в них воды ($r^2 = 0.839$; рис. 2, *б*). Множественный регрессионный анализ подтвердил наличие этих корреляций ($R^2 = 0.856$, $F = 455.3$ при степенях свободы 2 и 153) и показал, что наибольшее влияние на площадь листьев оказывает количество содержащейся в них воды (частный F-критерий равен 200.1), тогда как сухая масса листьев обнаруживает значительно меньшее воздействие на этот геометрический параметр (частный F-критерий равен 17.8) (отметим, что разбивка выборки на однодольные и двудольные существенно не изменяет результатов регрессионного анализа). По результатам этого анализа была построена регрессионная модель (которую мы использовали из расчета площадей листьев однодольных и двудольных растений и связанных показателей, таких как удельная площадь и удельная масса листьев):

$$y = a \exp(b[cZ_1 + dZ_2]) + e,$$

где

$$Z_1 = f + g \ln(X_1 + h),$$

$$Z_2 = k + l \ln(X_2 + m),$$

где y — площадь листьев, cm^2; X_1 — масса сухого вещества листьев, mg; X_2 — масса воды (разность между свежей и абсолютно сухой массами ткани), mg; a (14.076), b (0.671), c (0.220), d (0.738), e (–0.665), f (–3.525), g (0.833), h (–17.191), k (–3.588), l (0.759), m (–49.045) — коэффициенты. Анализ остатков показал достаточно высокую для такого изменчивого материала точность модели: средняя относительная ошибка аппроксимации составила 22.3 %, средняя квадратичная — 28.8, коэффициент несовпадения Тейла (см.: Гильманов, 1978) — 11.8. Графический анализ остатков (который мы здесь не приводим в силу его громоздкости) свидетельствует о хорошем качестве аппроксимации исходных данных моделью.

Рассчитав по этой модели площади листьев для всей выборки исходных данных (представленной в табл. 2), мы можем определить следующие параметры:

$$SLD = DM/S,$$

$$SLW = WM/S,$$

$$SLF = SLD + SLW = (DM + WM)/S,$$

$$SLA = S \cdot 100/DM = 100/SLD,$$

где SLD — удельная масса сухого вещества листьев (Specific Leaf Dry [mass]), $mg \cdot cm^{-2}$; SLW — удельная масса воды в листьях (Specific Leaf Water [mass]), $mg \cdot cm^{-2}$; SLF — удельная масса свежих листьев (Specific Leaf Fresh [mass]), $mg \cdot cm^{-2}$; SLA — удельная площадь листьев (Specific Leaf Area), $mm^2 \cdot mg^{-1}$, DM — сухая масса листьев, mg; WM — масса воды в листьях, mg; S — площадь листьев, cm^2.

Удельная масса сухого вещества (в наших обозначениях SLD, а в иностранной и современной отечественной литературе она обозначается как SLM — Specific Leaf Mass) есть не что иное, как показатель рыхлости сложения мезофилла.[4] Чем выше SLD (количество сухой массы на единицу площади), тем более плотно сложены листья, чем он ниже, тем больше рыхлость мезофилла. Действительно, фактические данные показывают, что SLD имеет тесную отрицательную корреляцию с суммой парциальных объемов межклетников и воздушных полостей[5] у однодольных растений ($r^2 = 0.880$; рис. 3, *а*) и парциальных объемов межклетников (особенно межклетников губчатой паренхимы) — у двудольных ($r^2 = 0.655$; рис. 3, *г*). Это то же самое, что положительные корреляции SLD с суммой всех тканей листа. Однако можно найти тесные статистические связи SLD с парциальными объемами отдельных, наиболее лигнифицированных и наименее оводненных, тканей мезофилла. Такими тканями оказались проводящая у однодольных ($r^2 = 0.634$; рис. 3, *б*) и двудольных ($r^2 = 0.684$; рис. 4, *д*), губчатая паренхима у однодольных ($r^2 = 0.644$; рис. 3, *в*) и паренхимная обкладка пучков у двудольных ($r^2 = 0.502$; рис. 3, *е*).[6]

Поскольку SLD отрицательно коррелирует с удельной массой воды (SLW) в листьях растений ($r^2 = 0.216$; рис. 4), можно ожидать, что последний параметр также может являться показателем рыхлости сложения мезофилла. Из анализа материала видно, что SLW тесно коррелирует с суммой парциальных объемов межклетников и воздушных полостей у однодольных растений ($r^2 = 0.678$; рис. 5, *а*) и парциальными объемами межклетников губчатой паренхимы — у двудольных ($r^2 = 0.674$; рис. 5, *б*). Чем больше развиты соответствующие свободные пространства в листьях однодольных и двудольных растений, тем больше удельная масса воды. Можно предположить, что по крайней мере 67 % (что соответствует доле объясненной вариации для двух связей на рис. 5) свободной апопластической воды в листьях растений локализуется в их межклетных пространствах,[7] а объем симпластической воды, таким образом, не может превышать 33 % от ее общего количества (в свободном состоянии).

Рассмотрим изменения SLD, SLW и SLF на градиенте влажности почвы (рис. 6). Удельная масса сухого вещества листьев (SLD) уменьшается вдоль градиента влажности почвы. Максимальная скорость изменений этого показателя наблюдается в аридной части градиента (в среднем по линии регрессии на участке градиента от 4

---

[4] Ранее в отечественной литературе этот показатель назывался удельной поверхностной плотностью листьев (УППЛ).

[5] Для однодольных (в отличие от двудольных) часто характерно наличие достаточно больших объемов воздушных полостей в мезофилле.

[6] Интересно отметить, что насыщающее содержание воды положительно коррелирует с паренхимной обкладкой пучков (но не с губчатой паренхимой) у однодольных и с губчатой паренхимой (но не с паренхимной обкладкой пучков) у двудольных. Это может служить косвенным подтверждением того, что эти ткани (губчатая паренхима у однодольных и паренхимная обкладка пучков у двудольных) наименее оводнены и наиболее лигнифицированы.

[7] M. J. Canny (1995), например, относит к апопластической воде не только воду клеточных стенок, но и всего межклеточного пространства.

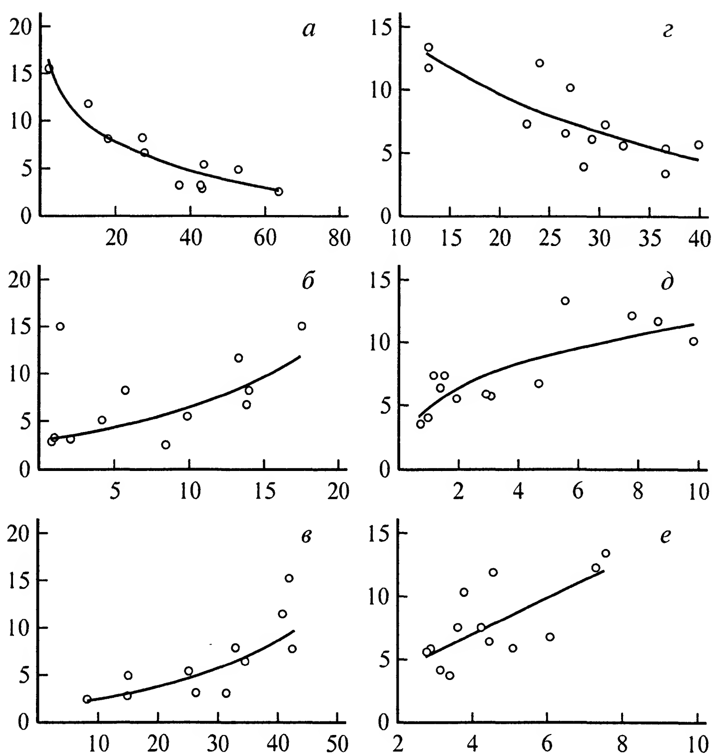


Рис. 3. Связь удельной массы сухого вещества листьев (SLD) с показателями анатомической структуры у однодольных (*а*—*в*) и двудольных (*г*—*е*) растений.

По оси абсцисс — парциальные объемы, %: *а* — воздушных полостей + межклетников; *б*, *д* — проводящих тканей; *в* — губчатой паренхимы; *г* — межклетников; *е* — паренхимной обкладки пучков; по оси ординат — удельная масса сухого вещества листьев (SLD), mg · cm^{-2}.

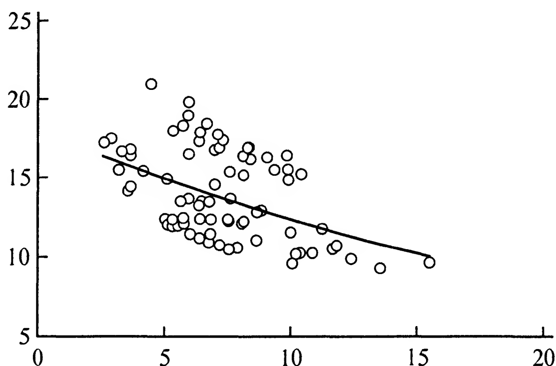


Рис. 4. Связь удельной массы сухого вещества (SLD) с удельной массой воды (SLW) в листьях однодольных и двудольных растений.

По оси абсцисс — SLD, mg · cm^{-2}; по оси ординат — SLW, mg · cm^{-2}.

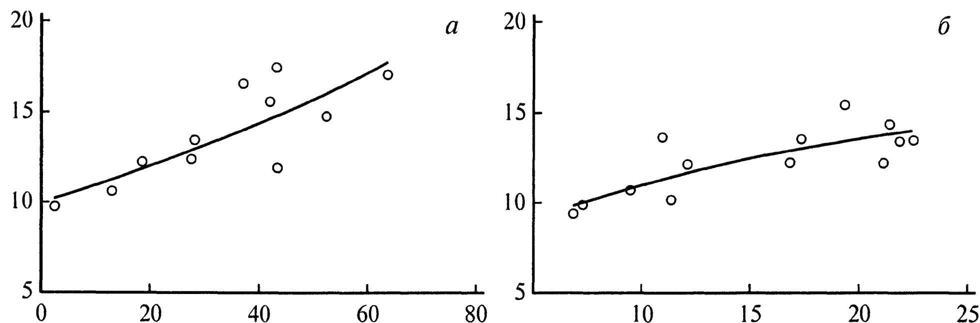


Рис. 5. Связь удельной массы воды (SLW) в листьях однодольных (*а*) и двудольных (*б*) растений с парциальными объемами межклеточных пространств.

По оси абсцисс — парциальные объемы, %: *а* — воздушных полостей + межклетников; *б* — межклетников губчатой паренхимы; по оси ординат — SLW, $mg \cdot cm^{-2}$.

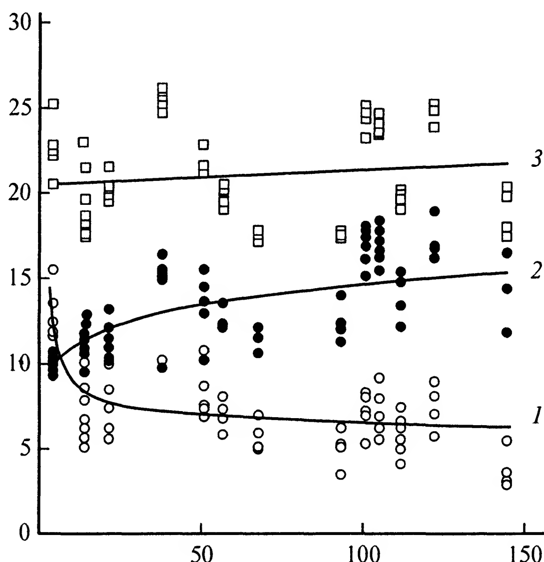


Рис. 6. Зависимость удельной массы сухого вещества (SLD) (*1*), воды (SLW) (*2*), свежих навесок (SLF) (*3*) листьев однодольных и двудольных склерофитов от влажности почвы.

По оси абсцисс — запас воды в почве, mm; по оси ординат — удельная масса, $mg \cdot cm^{-2}$.

до 50 мм эта «скорость» составляет 0.114 $mg \cdot cm^{-2} \cdot mm^{-1}$). В средней и гумидной частях градиента «скорость» изменений SLD незначительна и равна соответственно 0.009 и 0.004 $mg \cdot cm^{-2} \cdot mm^{-1}$, так что она практически неотличима от нуля. Разброс реальных значений может быть достаточно большим (рис. 6), однако тренд не обнаруживает сколько-нибудь значительных изменений SLD (т. е. по сути удельной плотности мезофилла) на большей части градиента влажности почвы.

Зеркальным отражением предыдущей связи является изменение удельного количества воды (SLW) на градиенте влажности почвы. Наиболее быстро SLW изменяется в аридной части градиента, а в средней и гумидной его частях скорость изменений этого показателя заметно снижается (рис. 6).

Компенсирующие друг друга (комплементарные) изменения SLD и SLW приводят к тому, что удельная свежая масса листьев (SLF) остается практически неизменной на всем протяжении градиента влажности почвы (рис. 6). Другими словами, если при выдвижении вдоль градиента влажности почвы можно наблюдать тенденцию к

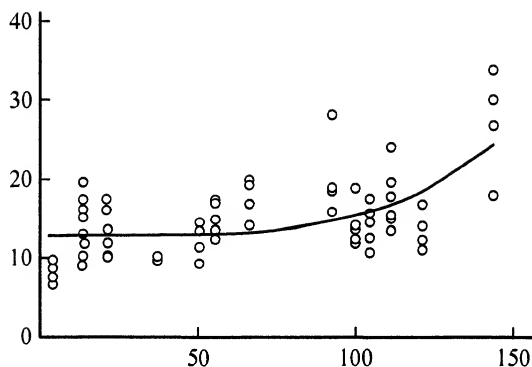


Рис. 7. Зависимость удельной площади листьев (SLA) однодольных и двудольных склерофитов от влажности почвы.

По оси абсцисс — запас воды в почве, mm; по оси ординат — SLA, $mm^2 \cdot mg^{-1}$.

увеличению свежей массы листьев, то в удельном выражении (на единицу площади) этой закономерности не проявляется.

Известно, что площадь листьев увеличивается от аридных к гумидным местообитаниям. Однако удельная (по отношению к единице сухой массы) листовая площадь (SLA) в аридной и средней частях градиента почти не изменяется, но резко возрастает в его гумидной части (рис. 7).

Динамики содержания воды в листьях растений

Множественный регрессионный анализ показал, что основным фактором среды, воздействующим на содержание воды в листьях растений, является влажность почвы. Рассмотрим, как изменяются различные средние величины на градиенте влажности почвы. С этой целью целесообразно провести анализ: 1) средних уровней (средних для каждого сообщества значений); 2) средневидовых значений всего массива данных; 3) средневидовых значений этого показателя у однодольных и двудольных растений при изменении условий увлажнения экотопов.

Динамика средних уровней содержания воды на градиенте влажности почвы. Средние уровни оводненности листьев тесно связаны с влажностью почвы (рис. 8, *а*). Видно, что на большей части градиента эти средние величины увеличиваются сравнительно монотонно. Они резко возрастают в самой гумидной его части, где произрастают сообщества гидрофитов и гигрофитов. Изменения средних уровней содержания воды в листьях растений на градиенте влажности почвы можно описать уравнением:

$$y = a + b\exp(-x/c),$$

y — содержание воды в листьях растений, $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$; x — запас воды в верхнем (0—30 см) слое почвы, мм; a (1.211), b (0.140), c — (–48.3) — коэффициенты. Коэффициент множественной корреляции равен 0.846, F-критерий — 35.7, стандартная ошибка уравнения — 0.338 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$. При использовании этого уравнения, судя по всему, можно получить достаточно точные оценки среднего для экотопа содержания воды в листьях растений по известным величинам влажности почвы.

Динамика средневидовых значений содержания воды в листьях на градиентах влажности почвы. Ширина зоны разброса средневидовых значений оводненности листьев увеличивается от аридной части градиента к гумидной (рис. 8, *б*). В наиболее сухой части градиента у многих видов наблюдаются достаточно близкие величины содержания воды. По мере продвижения вдоль градиента влажности почвы (в сторону

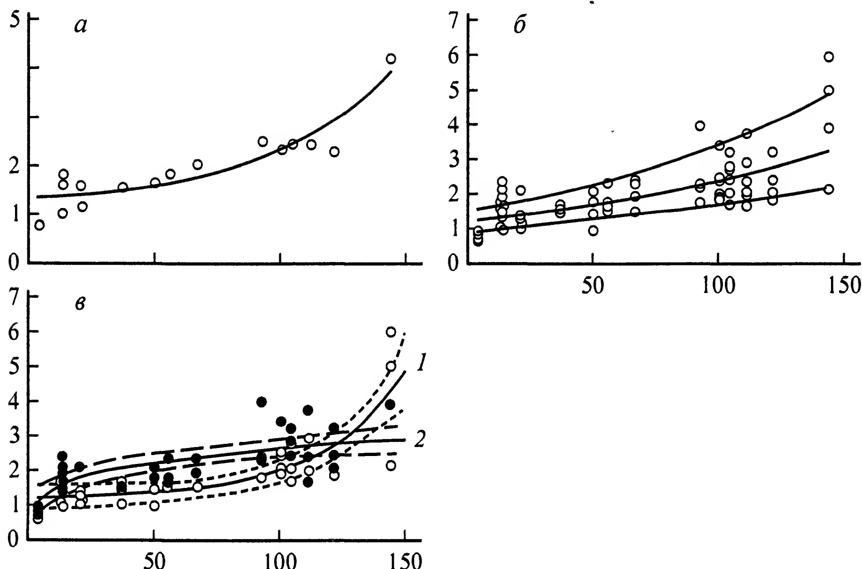


Рис. 8. Динамика содержания воды на градиенте влажности почвы: *а* — средних уровней; *б* — средневидовых значений и трендов минимальных (нижняя линия) и максимальных (верхняя линия) для каждого участка средневидовых величин; *в* — средневидовых значений у однодольных (*1*) и двудольных (*2*) склерофитов.

По оси абсцисс — запас воды в почве, mm; по оси ординат — содержание воды, $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$.

ее увеличения) сходство между видами (по средним значениям оводненности листьев) уменьшается, достигая минимума в самых увлажненных экотопах. Увеличение межвидовой дифференциации по данному параметру водообмена может отражать, на наш взгляд, дифференциацию растений по экологическим нишам. При этом в самых гумидных экотопах можно обнаружить такие же средневидовые значения содержания воды в листьях растений, как и в самых аридных (рис. 8, *б*). Скорость изменения (рассчитанная по линиям регрессии — рис. 8, *б*; для трендов минимальных значений $r^2 = 0.657$, для трендов максимальных величин $r^2 = 0.752$) по градиенту минимальных для каждого сообщества средневидовых значений оводненности листьев составляет 0.009 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass} \cdot mm^{-1}$, тогда как такая скорость для максимальных значений почти в 3 раза больше (0.024 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass} \cdot mm^{-1}$). Этим подтверждается мнение, что во многих случаях невозможно найти различия между видами из сообществ с самыми разными условиями почвенного увлажнения. Ситуация несколько улучшится, если принимать во внимание по крайней мере таксономическую принадлежность растений к классам однодольных или двудольных.

Динамика средневидовых значений оводненности листьев однодольных и двудольных растений на градиенте влажности почвы. Однодольные и двудольные растения заметно различаются по содержанию воды на изменения условий увлажнения экотопов. У однодольных растений линия регрессии изменений влажности листьев (рис. 8, *в*, экспоненциальная регрессия, $r^2 = 0.675$) на протяжении большей части градиента располагалась ниже такой линии для однодольных (рис. 8, *в*; степенная регрессия, $r^2 = 0.534$). Только в сообществе прибрежноводных гидрофитов произошло резкое увеличение оводненности листьев у однодольных (которые и представляли эту экологическую группу растений). В то же время интересно отметить, что у двудольных после некоторого увеличения содержания воды в листьях в аридной части градиента линия регрессии демонстрирует лишь незначительный подъем этого показателя при продвижении вдоль градиента влажности почвы вплоть до самых гумидных экотопов.

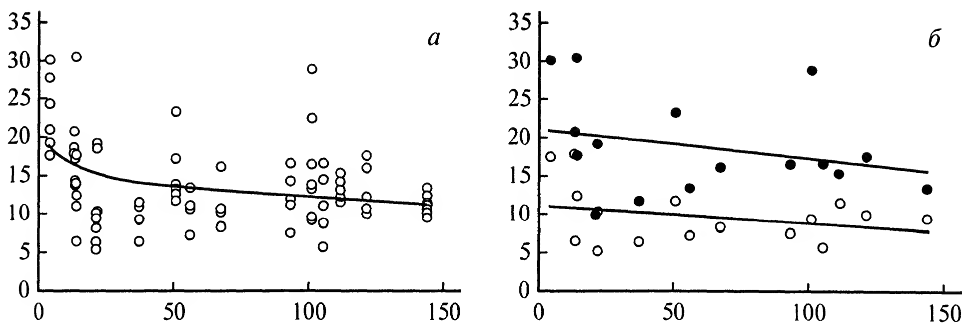


Рис. 9. Динамика коэффициентов вариации содержания воды в листьях однодольных и двудольных растений на градиенте влажности почвы: *а* — средневидовые коэффициенты вариации; *б* — тренды минимальных (нижняя линия) и максимальных (верхняя линия) для каждого участка средневидовых коэффициентов вариации.

По оси абсцисс — запас воды в почве, mm; по оси ординат — коэффициенты вариации, %.

Динамика показателей вариации содержания воды в листьях

Средневидовые коэффициенты вариации, при помощи которых мы оценивали подвижность содержания воды в листьях растений, имеют лишь слабую тенденцию к увеличению против градиента влажности почвы (рис. 9, *а*; $r^2 = 0.167$) (связь коэффициентов вариации с другими факторами среды отсутствует полностью). Несмотря на то что коэффициент корреляции статистически достоверен, эта тенденция в основном подтверждается только рядом точек в самой сухой части градиента, где наблюдалось наибольшее варьирование признака. Поэтому можно сказать, что лабильность оводненности листьев остается в среднем практически неизменной на всем протяжении градиента влажности почвы. Зона разброса коэффициентов вариации, которая ограничивается трендами минимальных и максимальных для каждого участка средневидовых коэффициентов, также не изменяет своей ширины при изменении запасов воды в почве (рис. 9, *б*). Таким образом, лабильность содержания воды в листьях однодольных и двудольных растений в статистическом отношении практически не зависит от изменений условий увлажнения экотопов.

Межвидовые структурно-функциональные корреляции

Анализ межвидовых структурно-функциональных корреляций показал, что существуют некоторые тренды в изменениях содержания воды и ряда структурных характеристик листьев. Отметим, что эти тренды в большинстве случаев не выявляются на всем массиве данных, но только при разделении на группы однодольных и двудольных растений.

Содержание воды и парциальные объемы свободного пространства. Выше (рис. 5) была показана зависимость удельной массы воды (SLW) от парциальных объемов свободного пространства в листьях однодольных и двудольных растений. SLW является расчетным параметром, поэтому целесообразно рассмотреть на реальных данных связь содержания воды с парциальными объемами межклеточных пространств мезофилла. Объединенный массив данных по однодольным и двудольным растениям демонстрирует наличие тесной зависимости (рис. 10; $r^2 = 0.698$) оводненности листьев от совокупного объема межклетников и воздушных полостей в них. Это вполне согласуется с данными, приведенными на рис. 5. Однако, поскольку воздушные полости (содержащие водяной пар разной степени насыщенности, а возможно, и воду в жидкой фазе) встречаются только в листьях однодольных растений нашей выборки, интересно провести более детальный анализ (отдельно для видов однодольных и двудольных растений).

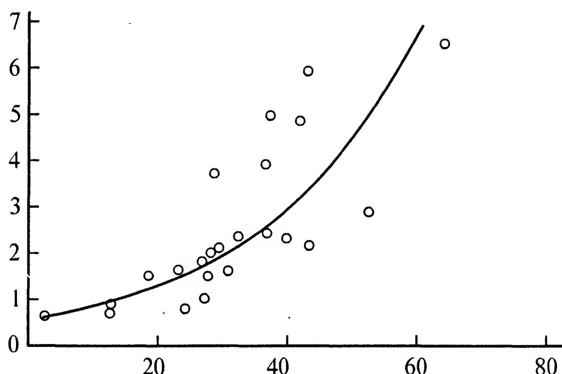


Рис. 10. Зависимость средневидовых значений содержания воды от суммарных объемов межклетников и воздушных полостей в листьях однодольных и двудольных растений.

По оси абсцисс — парциальный объем межклетников и воздушных полостей, %; по оси ординат — содержание воды, $g_{H_2O} \cdot g_{dry\ mass}^{-1}$.

Для однодольных выявлена очень тесная зависимость (рис. 11, *а*; $r^2 = 0.759$) содержания воды от парциального объема всего (межклетников + воздушных полостей) свободного пространства листьев. У двудольных оводненность листьев в наибольшей степени зависит от объема межклетников губчатой паренхимы (рис. 11, *г-1*; $r^2 = 0.630$) и несколько меньше от всего объема межклетников (рис. 11, *г-2*; $r^2 = 0.586$). Эти факты показывают, что оводненность листьев связана преимущественно со свободным пространством мезофилла. Локализация большого количества свободной воды в них может свидетельствовать также о том, что, попадая в симпласт по осмотическим градиентам, вода быстро переходит в связанную форму.

Содержание воды и парциальные объемы тканей мезофилла. Показав ранее (рис. 3) связь удельной массы сухого вещества листьев с парциальными объемами проводящей ткани и губчатой паренхимы у однодольных и проводящей ткани и паренхимной обкладки пучков у двудольных, мы предположили, что эти ткани являются наиболее лигнифицированными и наименее оводненными. Действительно, выявляется очень тесная отрицательная зависимость содержания воды в листьях однодольных (рис. 11, *б*; $r^2 = 0.645$) и двудольных (рис. 11, *д*; $r^2 = 0.684$) растений от соответствующих парциальных объемов проводящей ткани мезофилла. Для однодольных растений характерно также наличие отрицательной связи между оводненностью листьев и губчатой паренхимой (рис. 11, *в*; $r^2 = 0.648$), для двудольных — между содержанием воды и паренхимной обкладкой пучков (рис. 11, *е*; $r^2 = 0.473$). Чем большее развитие в мезофилле получают перечисленные ткани, тем меньше содержание воды в листьях (и больше удельная масса сухого вещества — рис. 3).

С другой стороны, нельзя не отметить, что все перечисленные ткани и свободное пространство мезофилла закономерно изменяются на градиенте влажности почвы. У однодольных растений вдоль градиента влажности почвы наблюдается увеличение совокупного объема межклетников и воздушных полостей (рис. 12, *а*; $r^2 = 0.739$), уменьшение парциальных объемов проводящей ткани (рис. 12, *б*; $r^2 = 0.489$) и губчатой паренхимы (рис. 12, *в*; $r^2 = 0.558$). У двудольных растений вдоль градиента влажности почвы увеличиваются парциальные объемы межклетников губчатой паренхимы (рис. 12, *г*-1; $r^2 = 0.852$) и общего количества межклетников (рис. 12, *г-2*; $r^2 = 0.535$), уменьшаются объемы проводящей ткани (рис. 12, *д*; $r^2 = 0.862$) и паренхимной обкладки пучков (рис. 12, *е*; $r^2 = 0.388$).

Из анализа рис. 12 следует, что набор статистических связей на рис. 11 можно рассматривать не как причинно-следственные, но проявившиеся в результате параллельных модификаций структуры листьев и их оводненности на градиенте влажности почвы. Предположим, однако, что связи, показанные на рис. 11, не являются причинно-следственными и не отражают реальных структурно-функциональных взаимоот-

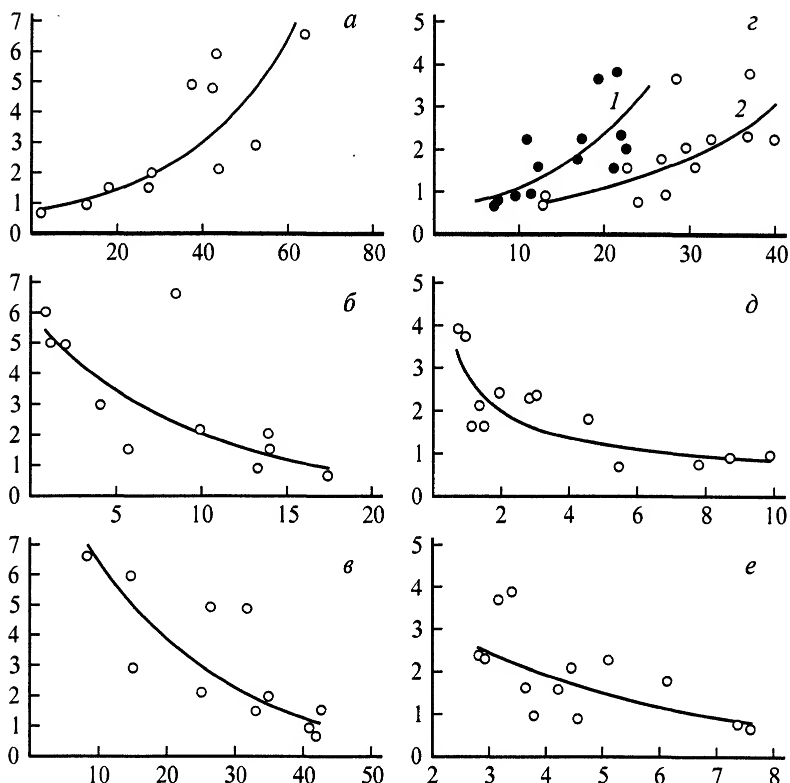


Рис. 11. Зависимость содержания воды от парциальных объемов тканей мезофилла и свободных пространств в листьях однодольных (*а*, *б*, *в*) и двудольных (*г*, *д*, *е*) растений.

По оси абсцисс — парциальные объемы, %: *а* — межклетников и воздушных полостей; *б*, *д* — проводящих тканей; *в* — губчатой паренхимы; *г* (1) — межклетников губчатой паренхимы; *г* (2) — межклетников; *е* — паренхимной обкладки пучков; по оси ординат — содержание воды, $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$.

ношений. Тогда все изменения водообмена и особенностей анатомического строения листьев просто параллельны изменениям условий почвенного водоснабжения и никак не взаимосвязаны. Но могут ли достаточно глубокие структурные перестройки находиться вне связи с функциональными? Мы предполагаем, что очень мала вероятность сохранения структурно-функционального параллелизма на градиенте влажности почвы большой (практически максимальной) протяженности без наличия структурно-функциональных взаимосвязей. Вследствие этого мы склонны рассматривать статистические связи, показанные на рис. 11, как причинно-следственные.

Содержание воды в листьях однодольных склерофитов на протяжении большей части градиента влажности почвы заметно меньше, чем в листьях двудольных склерофитов (рис. 1, *а*; 8, *в*). Это, судя по всему, связано с несколько большей склероморфностью листьев однодольных растений, у которых в среднем удельная масса сухого вещества (по фактическим данным) несколько больше, чем у двудольных (9.5 mg · cm^{-2} у однодольных против 7.3 mg · cm^{-2} у двудольных; разность средних, оцененная по t-критерию Стьюдента, достоверна при $P < 0.01$). Кроме того, удельная масса сухого вещества связана с парциальными объемами тканей, которые у однодольных растений развиты больше, чем у двудольных. У однодольных — это проводящая ткань и губчатая паренхима (рис. 3, *б*, *в*), у двудольных — проводящая ткань и паренхимная обкладка пучков (рис. 3, *д*, *е*).

Вместе с тем анализ показал, что содержание воды в листьях растений связано преимущественно со свободными межклеточными пространствами (рис. 10). Подобная связь оводненности листьев с их плотностью была обнаружена для 14 видов злаков

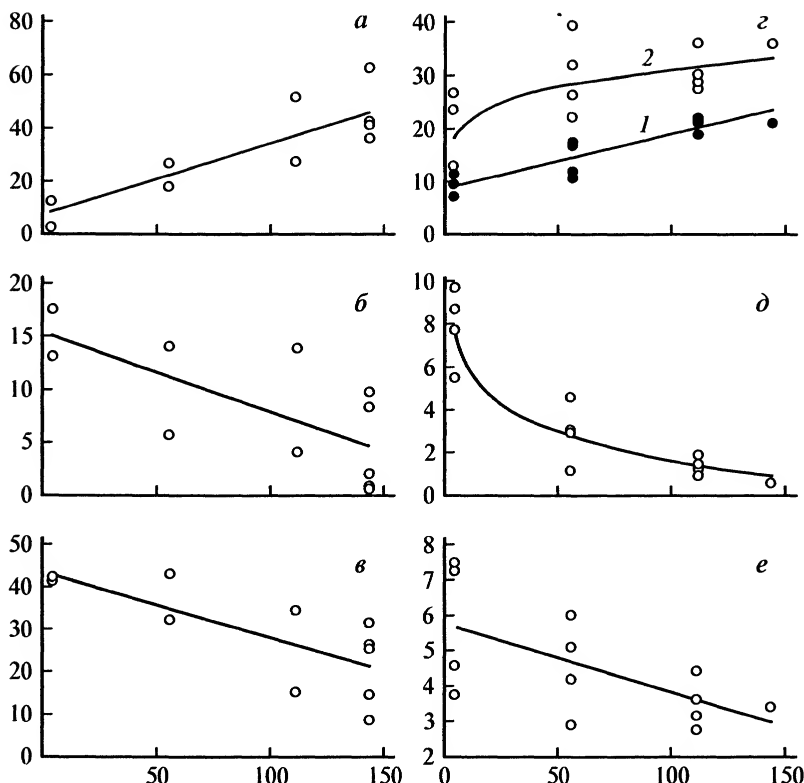


Рис. 12. Зависимость парциальных объемов тканей мезофилла и свободных пространств в листьях однодольных (*а, б, в*) и двудольных (*г, д, е*) растений от влажности почвы.

По оси абсцисс — запас воды в почве, mm; по оси ординат — парциальные объемы, %: *а* — межклетников и воздушных полостей; *б, д* — проводящих тканей; *в* — губчатой паренхимы; *г* (1) — межклетников губчатой паренхимы; *г* (2) — межклетников; *е* — паренхимной обкладки пучков.

в работе E. Garnier и G. Laurent (1994). Это неоднозначно свидетельствует о том, что вода локализована в основной своей массе (до 67—70 % свободной воды) в межклеточных пространствах листьев. Сама возможность поддержания достаточно интенсивной транспирации может зависеть от количества воды в межклетниках. Так, А. А. Зялалов (1984) отмечает, что при пониженной влажности межклетников падает проводимость, затормаживается поступление воды к устьицам и околоустьичным клеткам и, следовательно, снижается интенсивность транспирации (с другой стороны, локализация большого количества свободной воды в них может свидетельствовать также о том, что, попадая в симпласт по осмотическим градиентам, вода быстро переходит в связанную форму). Локализация большого количества воды в межклетниках, таким образом, должна приводить к очень тесной взаимозависимости между оводеннностью листьев и транспирацией в подавляющем большинстве случаев. Кроме того, такая локализация зависит от плотности сложения ассимилирующих органов. Поэтому различия между однодольными и двудольными как по содержанию воды в листьях, так и по скорости ее испарения следует искать в разной склероморфности листьев этих групп растений.

Из анализа связей, показанных на рис. 11, можно сделать достаточно обоснованное предположение о том, что наименее оводнены и наиболее лигнифицированы у однодольных растений — проводящая ткань и губчатая паренхима, у двудольных — проводящая ткань и паренхимная обкладка (т. е. весь пучок). Наименьшая оводненность проводящей ткани не означает, что в ней не содержится вода. Как известно, проводящая ткань неоднородна и состоит из флоэмы и ксилемы. В клетках флоэмы

вода вполне может находиться преимущественно в связанной форме, а в клетках ксилемы (из которых, собственно, и поступает вода в мезофилл) не обязательно должно быть большое количество воды, но достаточно высокая скорость ее перемещения, которая способна поддерживать высокую оводненность тканей и свободного пространства мезофилла.

Из клеток ксилемы проводящих пучков у однодольных растений вода поступает (кроме межклетников и воздушных полостей) в паренхимную обкладку пучков и столбчатую паренхиму (которая, впрочем, у данной группы растений нашей выборки встречается достаточно редко). У видов двудольных вода должна поступать (кроме межклетников) в ткани губчатой и столбчатой паренхимы. Отсутствие достоверных корреляций между оводненностью листьев и парциальными объемами этих тканей может быть вызвано тем, что вода в них достаточно быстро переходит в связанную форму и не поддается определению.

Разброс средневидовых величин содержания воды на градиенте влажности почвы имеет «клиновидный» характер. Узкая часть «клина» расположена в аридной части градиента, широкая — в гумидной (рис. 8, *б*). Сходство видов в сообществах по оводненности листьев изменяется с изменением положения фитоценозов на градиенте влажности почвы. В наиболее суровых условиях произрастания, с минимальным количеством доступной почвенной влаги, произрастают виды с очень похожими значениями этого показателя водного режима. По мере продвижения вдоль градиента в сторону увеличения влажности почвы сходство видов постоянно снижается, достигая минимума в самых гумидных экотопах. Это предопределяет то, что на протяжении практически всего градиента влажности почвы можно обнаружить виды с очень похожими значениями оводненности листьев.

Так же как и в случае с интенсивностью транспирации, в травяных сообществах аридных экосистем относительно высокое сходство содержания воды у разных растений может быть обусловлено жестким экотопическим отбором (через который проходит набор видов, в наибольшей степени соответствующий данным условиям произрастания) и критическим недостатком воды в почве (возможно, также и слабой выраженностью конкурентных отношений между ними[8]). Популяции, имеющие толерантные жизненные стратегии, накапливают такое количество воды, которое доступно им в этих местообитаниях и в соответствии со своими структурными особенностями. Суккуленты (особенно *Allium polyrhizum*; табл. 2) имеют очень высокую оводненность ассимилирующих органов. У склерофитов, однако, ограниченные и одинаковые для всех особей ресурсы воды в почве выравнивают средние уровни содержания воды. Видоспецифичность среди них по этому признаку не проявляется или практически отсутствует.

В гумидных местообитаниях, несмотря на то что запасы воды в почве неограниченны (или достаточно обильны), в одном и том же сообществе сосуществуют виды как с высокой, так и с низкой оводненностью листьев (рис. 8, *б*) при достаточно слабом экотопическом отборе, но при более напряженных конкурентных отношениях между видами. Длительное и успешное сосуществование в фитоценозе ценопопуляций с конкурентными стратегиями, использующих один и тот же ресурс, возможно только при разделении ими экологических ниш (как в пространстве, так и во времени). Наблюдаемое разнообразие средних значений оводненности листьев в гумидных экотопах, судя по всему, и является отражением такой дифференциации. Поскольку в результате разделения ниш виды сохраняют доминирующее положение в сообществах, то используемые ими запасы почвенной влаги должны отвечать их конституционным потребностям. Поэтому можно предположить, что увеличение разнообразия средних величин содержания воды на градиенте влажности почвы является следстви-

---

[8] Так, J. H. Connell (1980, цит. по: Джиллер, 1988) полагает, что в очень суровых условиях среды численность популяций падает ниже тех уровней, при которых они конкурируют. В таких ситуациях межвидовая конкуренция уже по определению не может быть серьезной силой (Бигон и др., 1989). С другой стороны, в обзоре N. Fowler (1986) приводятся доказательства наличия конкуренции в сообществах аридных и семиаридных экосистем.

ем увеличения разнообразия видоспецифических реакций растений на изменения экологической обстановки. Кроме того, накопленный фактический материал показал, что различия между видами на градиенте влажности почвы носят «структурноспецифический» характер (что связано с принадлежностью к таксонам такого ранга, как однодольные и двудольные) (рис. 8, *в*).

Выводы

Статистический анализ оводненности листьев травянистых растений на градиенте влажности почвы показал следующее.

1. Весь массив исходных данных содержания воды в листьях растений имеет среднее значение $\bar{x}$ = 2.355 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$. Типичные значения этого показателя на градиенте влажности почвы не превышают 5 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$.

2. Наиболее заметные различия по оводненности листьев можно увидеть между видами однодольных и двудольных склерофитов. Соответствующие средние значения этого признака равны 1.889 и 2.278 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$. Типичные значения оводненности листьев для однодольных склерофитов находятся в пределах 0.9—3.3 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$, для двудольных — между 1.0—3.8 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$. Однодольные суккуленты демонстрируют более широкий размах колебаний этого показателя — 2.4—6.3 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$, тогда как двудольный суккулент с коронарным синдромом (*Anabasis brevifolia*) больше похож в этом отношении на двудольные склерофиты — 1.7—3.5 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$.

3. Показана тесная зависимость площади листьев от количества воды и сухой массы в них. Рассчитаны показатели удельной массы сухого вещества (SLD), удельной массы воды (SLW), удельной массы свежих листьев (SLF), удельной площади листьев (SLA). Выявлены корреляции SLD с парциальными объемами проводящей ткани у однодольных и двудольных, губчатой паренхимы у однодольных и паренхимной обкладкой пучков у двудольных.

4. Средние для каждого экотопа уровни оводненности листьев тесно связаны с влажностью почвы.

5. Динамика средневидовых значений оводненности листьев на градиенте влажности почвы у видов однодольных и двудольных растений заметно различается.

6. Ширина зоны разброса средневидовых величин увеличивается от аридной к гумидной части градиента. Это иллюстрируется сравнением трендов минимальных и максимальных для каждого сообщества средневидовых значений содержания воды.

7. Изучение структурно-функциональных корреляций показало, что оводненность листьев связана преимущественно со свободным пространством мезофилла.

8. Сделаны предположения: а) наименее оводнены и наиболее лигнифицированы у однодольных растений — проводящая ткань и губчатая паренхима, у двудольных — проводящая ткань и паренхимная обкладка пучков; б) из клеток ксилемы проводящих пучков у однодольных растений вода преимущественно поступает в паренхимную обкладку пучков и столбчатую паренхиму. У видов двудольных вода должна поступать в ткани губчатой и столбчатой паренхимы; в) в травяных сообществах аридных экосистем относительно высокое сходство оводненности листьев у склерофитов может быть обусловлено жестким экотопическим отбором и недостатком воды в почве. Наблюдаемое разнообразие средних величин содержания воды в гумидных экотопах является отражением дифференциации экониш; г) различия между видами на градиенте влажности почвы носят «структурноспецифический» характер, что определяется принадлежностью к таксонам такого высокого ранга, как однодольные и двудольные.

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность Ю. В. Гамалею, Н. Н. Слемневу и Н. С. Мамушиной за консультации, обсуждение и критические замечания; Е. С. Нескрябиной за определение видов растений; К. Е. Чеботаревой и Н. И. Филатовой за приготовление и обработку анатомических препаратов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 95-04-11195 и 98-04-49814).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеенко Л. Н. Водный режим луговых растений в связи с условиями среды. Л., 1976. 197 с.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М., 1989. Т. 2. 477 с.

Бобровская Н. И. Водный режим деревьев и кустарников пустынь. Л., 1985. 96 с.

Бобровская Н. И. Водный режим растений степей и пустынь Монголии. СПб., 1991. 154 с.

Гамалей Ю. В. Признаки ксероморфизма // Пустыни Заалтайской Гоби. Характеристика растений-доминантов. Л., 1988. С. 67—84.

Гильманов Т. Г. Математическое моделирование биогеохимических циклов в травяных экосистемах. М., 1978. 168 с.

Горшкова А. А. Эколого-морфологические особенности и водный режим степных растений Забайкалья: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1970. 57 с.

Горшкова А. А. Экология водного режима степных растений Забайкалья // Экология флоры Забайкалья. Иркутск, 1971. С. 5—113.

Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М., 1988. 184 с.

Зялалов А. А. Физиолого-термодинамический аспект транспорта воды по растению. М., 1984. 136 с.

Свешникова В. М. Доминанты казахстанских степей (эколого-физиологическая характеристика). Л., 1979. 192 с.

Слейчер Р. Водный режим растений. М., 1970. 366 с.

Шереметьев С. Н. Экология водного режима пустынных, степных и луговых растений Монголии: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1991. 33 с.

Шереметьев С. Н., Жаргалсайхан Л. Экология водного режима степных растений Монголии. Л., 1990. 110 с.

Canny M. J. Apoplastic water and solute movement: new rules for an old space // Ann. Rev. Plant Phys. Plant Mol. Biol. 1995. Vol. 46. P. 215—236.

Fowler N. The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1986. Vol. 17. P. 89—110.

Garnier E., Laurent G. Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species // New Phytol. 1994. Vol. 128. N 4. P. 725—736.

Graham E. A., Nobel P. S. Root water uptake, leaf water storage and gas exchange of a desert succulent: Implications for root system redundancy // Ann. Bot. 1999. Vol. 84. N 2. P. 213—223.

Herrera A., Fernandez M. D., Taisma M. A. Effect of drought on CAM and water relations in plants of *Peperomia carnevallii* // Ann. Bot. 2000. Vol. 86. N 3. P. 511—517.

Khan M. A., Ungar I. A., Showalter A. M. Effects salinity on growth, water relations and ion accumulation of the subtropical perennial halophyte, *Atriplex griffithii* var. *stocksii* // Ann. Bot. 2000. Vol. 85. N 2. P. 225—232.

Koide R. T., Robichaux R. H., Morse S. R., Smith C. M. Plant water status, hydraulic resistance and capacitance // Plant physiological ecology. Field methods and instrumentation. Eds: Pearcy R. W., Ehleringer J. R., Moony H. A., Rundel P. W. 1989. London, New York. P. 161—184.

Migahid M. A., Elhaak M. A. Ecophysiological studies on some desert plant species native to the Mediterranean aria in Egypt // J. Arid Env. 2001. Vol. 48. N 2. P. 131—203.

SUMMARY

The analysis of the water content in leaves of 61 species or herbaceous plants from 16 communities growing on a wide soil moisture gradient is carried out. The whole array of input data of the water content has the average value 2.355 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$. The typical values of this parameter on a soil moisture gradient do not exceed 5 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$. The most noticeable distinctions in the water content in leaves can be seen between species of monocotyledonous and dicotyledonous sclerophytes. The respective average values of this parameter are 1.889 and 2.278 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$. The typical values of the water content in leaves of the monocotyledonous sclerophytes are within 0.9—3.3 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$, for dicotyledonous 1.0—3.8 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$.

Monocotyledonous succulents demonstrate wider range of this parameter oscillation, 2.4—6.3 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$, whereas a dicotyledonous succulent with Kranz-anatomy (*Anabasis brevifolia*) is in this respect more similar too dicotyledonous sclerophytes: 1.7—3.5 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$. The close correlation between the area of leaves and the amount of water (and dry mass) is shown. The parameters of the specific leaf dry mass (SLD), specific leaf water mass (SLW), specific leaf fresh mass (SLF), specific leaf area (SLA) are calculated. Correlations of SLD with partial volumes of the conductive tissue in both monocotyledons and dicotyledons, spongy parenchyma in monocotyledons and the bundle sheet in dicotyledons are revealed. The ecotope-average levels of the water content are closely correlated with a soil moisture. Dynamics of the species-average levels of the water content on a soil moisture gradient noticeably differs for monocotyledonous and dicotyledonous species. The range of the spread of the species-average values increases for arid to humid part of the gradient. A study of structural-functional correlations has shown the water content to correlate mainly with a free space of the mesophyll. The following suppositions are made: a) the conductive tissue and the spongy parenchyma are the least watered and the most lignified in monocotyledons, the conductive tissue and the bundle sheet — in dicotyledons; b) water mainly diffuses from xylem cells of conducting bundles to the bundle sheet and the palisade parenchyma in monocotyledons, to the spongy and palisade parenchyma in dicotyledons; c) a relatively high similarity of the water content in leaves of sclerophytes in grassy communities of arid ecosystems can be caused by a hard ecotope selection; a diversity of its average values in humid ecotopes is a reflection of econiche differentiation; d) distinction between species on a soil moisture gradient are mainly of the «structure-specific» character, i. e. linked with taxonomic group, expecially of such a high rank as monocotyledons and dicotyledons.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.82 : 581.522.5

© Н. К. Котеева

ОСОБЕННОСТИ СЕЗОННОЙ РИТМИКИ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ КЛЕТОК АПИКАЛЬНОЙ МЕРИСТЕМЫ ПОБЕГА И МЕЗОФИЛЛА ХВОИ *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*)

N. K. KOTEYEVA. PATTERNS OF SEASONAL RHYTHMICS IN ULTRASTRUCTURE OF SHOOT APICAL MERISTEM AND MESOPHYLL CELLS IN *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: nuria@kd1537.spb.edu
Поступила 29.12.2001

В годичном цикле была изучена ритмика ультраструктуры клеток апикальной меристемы побега и мезофилла хвои *Pinus sylvestris*. Было показано, что осенью при подготовке к условиям зимнего периода в клетках меристемы вместе со значительным накоплением запасных веществ наблюдаются структурные признаки снижения метаболической активности (образование стопок цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума (ЭР), снижение числа, размеров ядрышек и доли их гранулярного компонента, уменьшение числа рибосом на единицу объема цитозоля). В клетках мезофилла, наоборот, структурные изменения (увеличение числа и размеров ядрышек, числа рибосом, повышение объема цитозоля и др.) свидетельствуют об активизации метаболизма; формированию трубчатого агранулярного ЭР в это время и снижению объема вакуолизации придается адаптивное к низким температурам значение. Реорганизация тилакоидной системы и динамика числа пластид также имеют различный характер в клетках двух типов, хотя деления и слияния органелл наблюдаются в обоих случаях в зимнее время. Пролиферация митохондрий происходит в клетках и меристемы, и мезофилла, но порядок увеличения численности органелл различается. Сравнительный анализ сезонных изменений структуры клеток двух типов показал зависимость этих изменений от структурной организации и/или функциональной нагрузки клеток различного типа. Структурные основы устойчивости к низким температурам различаются у клеток различных тканей.
Ключевые слова: *Pinus sylvestris*, сезонные изменения, апикальная меристема побега, мезофилл, ультраструктура, морфометрия.

Сезонные структурно-метаболические ритмы изучались на самых разнообразных объектах. Большинство работ посвящено исследованию уже дифференцированных клеток — мезофилла листа зимнезеленых растений (Chabot, Chabot, 1975; Pihakaski, 1986; Jokela et al., 1998), коровой паренхимы (Wisniewski, Ashworth, 1986; Sagisaka et al., 1990; Sagisaka, Kuroda, 1991; Kuroda, Sagisaka, 1993), древесной паренхимы (Wisniewski, Ashworth, 1985, 1986; Sauter et al., 1996), паренхимы вторичной флоэмы (Pomeroy, Siminovitch, 1971). Сезонная ритмика структуры дифференцированных тканей изучалась главным образом в связи с вопросами морозоустойчивости растений; и все известные модели структурных механизмов адаптации основываются на таких исследованиях (Pomeroy, Siminovitch, 1971). Сезонные перестройки структуры меристематических клеток изучались в связи с периодичностью функционирования меристем и состоянием покоя растений (Krasowski, Owens, 1990; Bañón et al., 1996). С такой позиции исследовалась сезонная ритмика структуры клеток прокамбия (Berggren, 1987), камбия (Murmanis, 1971; Farrar, Evert, 1997), апикальной меристемы побега (Lynch, Rivera, 1981; Berggren, 1985; Котеева, 1997; Jian et al., 2000), спорогенных клеток микроспорангия (Cecich, 1984; Hohtola et al., 1984).

Морозоустойчивость и зимний покой часто изучаются раздельно, что отражает широко распространенную точку зрения о том, что эти явления принципиально

различные (Bigras, 1996). Этим частично объясняется отсутствие работ, где дается сравнительная характеристика сезонных изменений ультраструктуры меристематических и дифференцированных клеток. Исследования меристемы и зрелых тканей (в плане изучения сезонных изменений) существуют как бы в разных плоскостях и редко сопоставляются друг с другом. Однако сравнение результатов этих исследований позволяет не только более четко выявить особенности функционирования меристем в годичном цикле, но и глубже понять процессы, коррелирующие с развитием морозоустойчивости. Более того, сравнение изменений структуры клеток разных типов в неблагоприятных условиях зимы дает новые данные для обсуждения вопроса специфичности и неспецифичности реакций структуры растительной клетки и ее отдельных компонентов на стрессовые условия.

Вместе с тем постановка вопроса о специфичности имеет основание. Закаливание наземной части растения не является простым процессом, одинаково протекающим во всех клетках. Морозоустойчивость и молекулярные аспекты акклимации заметно отличаются в разных органах и тканях древесных и травянистых растений (Levitt, 1980; Welbaum et al., 1997). Например, в некоторых тканях *Hordeum vulgare* (эпидерма листа, проводящие ткани, туника и корпус апекса), различающихся по уровню морозоустойчивости, показана тканеспецифичная экспрессия четко определенных индуцируемых холодом генов, а также разные пропорции накопления иРНК и белков в каждом типе клеток (Pearce et al., 1998). Согласно нашим предварительным данным (Котеева, 1999), имеются существенные различия в сезонной ритмике структуры белоксинтезирующей системы в клетках меристемы и мезофилла *Pinus sylvestris*. В то же время имеются сведения, что клетки коровой и древесной паренхимы побегов персика (*Prunus persica*), несмотря на противоположные механизмы холодоустойчивости — устойчивость к низким температурам (freezing tolerance) при межклеточном образовании льда у коровой паренхимы и избегание действия низких температур (cold avoidance) при переохлаждении у древесной паренхимы, сходны по сезонным ультраструктурным перестройкам (Wisniewski, Ashworth, 1986).

В настоящей работе для выявления специфики сезонных структурных ритмов у клеток различных типов было проведено исследование динамики структурных компонентов клеток апикальной меристемы побега (недифференцированные клетки) и мезофилла хвои (дифференцированные клетки) *Pinus sylvestris* в годичном цикле.

Материал и методика

Для исследования брали вегетативные почки и хвою текущего года из среднего яруса кроны 30-летнего дерева *Pinus sylvestris* L., произрастающего на севере Ленинградской обл. Сбор материала проводили ежемесячно с мая 1991 по декабрь 1993 г.

Почки препарировали, удаляли почечные чешуи и лишние ткани для облегчения проникновения фиксатора. У хвои фиксировали среднюю часть. Для трансмиссионной электронной микроскопии материал фиксировали по общепринятой методике 5—6 ч на холоде или в тепле в 3 %-м растворе глутаральдегида на фосфатном буфере (pH 7.4); постфиксировали в 2 %-м растворе OsO_4 на фосфатном буфере (pH 8.0) 10—12 ч на холоде или в тепле соответственно; обезвоживали в серии спиртов и ацетонов; заливали в смесь аралдит-эпон. Ультратонкие срезы контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца. На протяжении годичного цикла исследовали меристематические клетки 2—4-го слоев периферической зоны вегетативного апекса (называемые в дальнейшем клетки апикальной меристемы побега, меристематические клетки) и клетки 1-го субэпидермального (верхняя эпидерма) слоя мезофилла хвои сосны обыкновенной.

При морфометрировании использовали по 25—60 снимков срезов клеток. Площади и линейные размеры клеток и клеточных компонентов определяли с использованием компьютерной программы анализа изображения ImageTool. Парциальные объемы компонентов клетки и органелл вычисляли как отношение площадей компо-

нентов к площади целой клетки или органеллы соответственно. Подсчитывали число пластид и митохондрий на 100 мкм² площади среза клетки, а также протяженность тилакоидной системы пластид. Полученные данные анализировали с использованием программы Microsoft Excel 7.0. Достоверность различий оценивалась по *t*-критерию для 5 %-го уровня значимости.

Результаты

В летнее время (июнь—август) клетки апикальной меристемы побега и мезофилла хвои имеют типичное строение.

Клетки апикальной меристемы побега довольно мелкие (площадь среза составляет в среднем 144 мкм²), клеточные оболочки тонкие (0.08—0.12 мкм). Почти половину объема клетки занимает располагающееся в центре округлое ядро (табл. I, *А*); ядрышки крупные с преобладанием гранулярного компонента (см. таблицу). Вакуоли мелкие, многочисленные, разбросаны по всему объему цитоплазмы. Пластиды неправильной формы, часто удлиненные, иногда чашевидные (табл. I, *А*; II, *А*). Мембранная система пластид представлена одиночными тилакоидами и хорошо развитым периферическим ретикулумом (см. таблицу; табл. II, *А*). Крахмальные зерна не обнаруживаются (см. таблицу; табл. I, *А*; II, *А*). Часто встречаются профили делящихся пластид (их доля от всех пластид клетки максимальна; см. таблицу). Митохондрии лишь немного мельче пластид, а по числу на срез клетки более чем в 2 раза превышают количество пластид; кристы короткие и немногочисленные. Эндоплазматический ретикулум гранулярного типа; встречаются отдельные короткие профили его цистерн. Плотность распределения в цитозоле рибосом, преимущественно свободных, высока (см. таблицу).

Площадь среза клетки мезофилла закончившей рост хвои по сравнению с меристемой увеличивается в 9 раз и составляет в среднем 1300 мкм². Оболочка образует выступы (складки), вдающиеся в полость клетки (табл. I, *В*). Основной объем клетки занимает центральная вакуоль (см. таблицу). Цитоплазма располагается тонким слоем вдоль клеточных стенок. Форма ядра варьирует от овальной до неправильной в зависимости от его местоположения — в пристенном слое цитоплазмы у клеточной стенки или между складками оболочки. Значения количественных параметров структуры ядрышек (размеры, частота встречаемости на срез ядра и доля гранулярного компонента) меньше по сравнению с ядрышками клеток меристемы в это же время (см. таблицу). Хлоропласты линзовидной формы располагаются в один ряд вдоль клеточной оболочки (табл. I, *В*). Мембранная система гранального типа, хорошо развита (табл. III, *А*); граны состоят из 2—15 тилакоидов, максимальное число тилакоидов в гранах — около 25. Показатель гранальности (отношение соприкасающихся друг с другом в гранах мембран к свободным мембранам) довольно высок, что отражает бóльшую долю гранальных мембран (см. таблицу). Хлоропласты накапливают большое количество крахмала, парциальный объем крахмальных зерен составляет в среднем 25 % (см. таблицу). Число митохондрий на срез клетки в 1.2 раза больше, чем число хлоропластов (см. таблицу). Система крист митохондрий хорошо развита. Эндоплазматический ретикулум гранулярного типа, его отдельные цистерны встречаются редко. Плотность распределения рибосом в цитозоле более чем в 2 раза ниже, чем в меристеме (см. таблицу). Рибосомы, как правило, собраны в полисомы.

В меристеме изменения структуры клеток начинаются ранней осенью, когда практически прекращаются клеточные деления. При этом увеличивается содержание липидных капель в цитоплазме, крахмала в пластидах и утолщаются клеточные стенки (см. таблицу; табл. I, *Б*). Структурные признаки ядрышек (фибриллярный компонент организуется в виде нуклеолонемы; снижаются размеры, число и доля гранулярного компонента; см. таблицу) свидетельствуют о снижении их активности. Изменения числа пластид не наблюдается, но доля делящихся пластид уменьшается (см. таблицу). При этом на протяжении всего периода зимнего покоя в клетках

Количественные параметры структуры клеток апикальной меристемы и мезофилла хвои сосны обыкновенной

Месяц	Парциальный объем вакуоли, %		Парциальный объем цитозоля, %		Парциальный объем клеточных стенок, %		Парциальный объем липидных капель, %		Доля крахмальных зерен на срез пластиды, %		Число митохондрий на 100 мкм^2 среза клетки		Число рибосом на 1 мкм^2 среза цитозоля	
	мерис-тема	мезо-филл	мерис-тема	мезо-филл	мерис-тема	мезо-филл	мерис-тема	мезо-филл	мерис-тема	мезо-филл	меристема	мезофилл	меристема	мезофилл
Июнь	2.16	69.17	35.65	6.04	5.62	9.04	0.13	—	0	25.31	9.22 ± 0.38	2.42 ± 0.10	595.1 ± 22.4	268.3 ± 14.2
Октябрь	1.61	40.6	25.49	23.41	14.80	10.45	4.68	—	12.00	1.96	12.99 ± 0.67	7.26 ± 0.41	551.5 ± 20.3	313.9 ± 13.5
Ноябрь	1.99	49.27	31.32	16.50	10.96	7.91	3.74	—	39.57	0	12.78 ± 0.56	7.51 ± 0.41	555.4 ± 14.8	384.9 ± 16.4
Декабрь	1.79	44.98	29.47	—*	10.58	8.79	4.40	—	20.79	0	10.77 ± 0.58	8.48 ± 0.37	523.8 ± 16.0	399.3 ± 21.0
Январь	0.99	45.38	33.22	19.18	8.58	9.84	1.55	—	8.70	0	12.10 ± 0.59	8.07 ± 0.47	480.6 ± 10.6	481.7 ± 22.2
Февраль	1.23	27.22	34.60	—	9.52	9.66	2.40	—	8.70	0	12.27 ± 0.62	9.50 ± 0.57	—	—
Март	0.77	35.84	33.34	32.81	10.49	9.66	4.62	—	5.10	10.93	10.41 ± 0.56	6.48 ± 0.30	447.1 ± 11.4	462.5 ± 23.8
Апрель	1.19	38.22	29.94	20.19	8.92	8.41	5.46	—	11.88	11.00	10.38 ± 0.48	7.07 ± 0.37	482.0 ± 21.3	—
Май	1.37	51.16	37.87	13.98	6.24	9.33	0.93	—	15.38	18.40	9.56 ± 0.44	4.14 ± 0.21	540.2 ± 18.2	332.4 ± 16.4
Июнь	1.75	64.4	35.65	—	5.62	7.88	0.13	—	0	32.23	9.22 ± 0.38	4.50 ± 0.24	595.1 ± 22.4	149.33 ± 7.9

Продолжение таблицы

Месяц	Число пластид на 100 мкм^2 среза клетки		Доля делящихся пластид, %		Длина тилакоидов, мкм		Коэффициент гранальности хлоропластов клеток мезофилла	Число ядрышек на срез ядра		Диаметр ядрышек, мкм		Доля гранулярного компонента на срезе ядрышка, %	
	мерис-тема	мезо-филл	мерис-тема	мезо-филл	мерис-тема	мезо-филл		мерис-тема	мезо-филл	мерис-тема	мезо-филл	мерис-тема	мезо-филл
Июнь	3.91 ± 0.19	1.95 ± 0.11	7.62	3.4	1.84 ± 0.10	103.71 ± 7.95	1.61	1.60 ± 0.07	0.24 ± 0.02	1.55 ± 0.05	1.28 ± 0.06	63.79	40.91
Октябрь	4.33 ± 0.25	3.02 ± 0.14	3.92	5.87	0.70 ± 0.04	131.23 ± 4.95	1.02	0.85 ± 0.04	0.93 ± 0.04	1.12 ± 0.05	1.77 ± 0.09	35.00	43.86
Ноябрь	4.31 ± 0.19	3.80 ± 0.20	2.30	3.67	0.56 ± 0.03	79.21 ± 5.98	0.74	0.90 ± 0.05	1.69 ± 0.05	1.23 ± 0.05	1.75 ± 0.07	41.61	44.48
Декабрь	3.20 ± 0.17	3.89 ± 0.19	3.31	2.44	0.24 ± 0.02	—	—	0.92 ± 0.05	1.06 ± 0.05	1.26 ± 0.06	1.93 ± 0.07	40.19	40.37
Январь	3.58 ± 0.17	4.57 ± 0.23	3.29	0.26	1.05 ± 0.03	79.15 ± 4.81	0.66	1.21 ± 0.06	0.79 ± 0.04	1.56 ± 0.07	1.79 ± 0.08	48.41	41.29
Февраль	3.21 ± 0.19	4.22 ± 0.22	4.13	0.96	2.07 ± 0.10	—	—	1.45 ± 0.07	0.75 ± 0.04	1.42 ± 0.07	1.90 ± 0.10	47.89	44.47
Март	3.86 ± 0.30	2.72 ± 0.11	2.08	1.12	1.35 ± 0.08	96.63 ± 5.80	0.74	1.27 ± 0.06	1.07 ± 0.05	1.57 ± 0.07	2.05 ± 0.10	54.15	46.05
Апрель	3.35 ± 0.19	2.19 ± 0.11	3.44	0.56	1.29 ± 0.08	—	—	1.27 ± 0.06	0.82 ± 0.04	2.07 ± 0.10	1.58 ± 0.08	61.66	35.63
Май	4.08 ± 0.20	3.15 ± 0.13	5.4	1.07	1.41 ± 0.08	—	—	1.32 ± 0.06	—	1.53 ± 0.07	—	57.55	37.56
Июнь	3.91 ± 0.19	2.54 ± 0.17	7.62	1.94	1.84 ± 0.10	94.32 ± 5.92	1.98	1.60 ± 0.07	0.55 ± 0.03	1.55 ± 0.05	1.58 ± 0.07	63.79	35.65

Примечание. «—» параметр не определялся.

меристемы встречаются срезы парных пластид, которые интерпретируются как деления (пластида с перетяжкой; табл. II, *Б*) и слияния (парные пластиды, заключенные в общую наружную мембрану оболочки, но отделенные внутренней; табл. II, *В*, *Г*). Увеличивается число митохондрий (см. таблицу). Поздней осенью происходит агрегация гранулярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР) в виде стопок параллельно расположенных цистерн (табл. II, *Д*).

Структурные перестройки в клетках мезофилла начинаются позднее — в октябре; типичная «зимняя» структура клетки формируется в ноябре. Центральная вакуоль уменьшается в размерах; парциальный объем цитозоля при этом увеличивается (см. таблицу). Изменяется общая топография органелл в клетке — они беспорядочно группируются в складках, образованных выростами клеточной оболочки в полость клетки (табл. I, *Г*). Увеличиваются число и размеры ядрышек (см. таблицу); их структура не изменяется. Плотность распределения рибосом повышается (см. таблицу). Тилакоидная система хлоропластов реорганизуется в сторону более светового типа — сокращается число тилакоидов в гранах, при этом из 2—3 тилакоидов состоит около 75 % гран (табл. III, *Б*), показатель гранальности снижается более чем в 2 раза, по сравнению с летним периодом (см. таблицу). Крахмал практически исчезает (см. таблицу). Число хлоропластов повышается за счет деления органелл; частота встречаемости профилей делений значительно увеличивается (см. таблицу; табл. III, *В*). Число митохондрий на 100 мкм^2 среза клетки возрастает почти в 3 раза (см. таблицу). В цитоплазме исчезают цистерны ГЭР, но появляются значительно развитые элементы трубчатого агранулярного эндоплазматического ретикулума (АЭР) (табл. III, *Е*). Увеличиваются число и размеры липидных капель, расположенных в цитоплазме и вакуоли (табл. I, *Г*).

Такая «зимняя» структура клеток мезофилла в основном сохраняется до весны. Меняется лишь динамика встречаемости картин деления, слияния и разрушения части хлоропластов (см. таблицу). Доля делящихся хлоропластов существенно снижается в середине зимы, параллельно возрастает доля сливающихся (тилакоидные системы у таких парных хлоропластов обособлены, но погружены в общую строму и ориентированы под углом друг к другу; табл. III, *Г*) и разрушающихся хлоропластов (табл. III, *Д*). Все это обусловливает снижение числа хлоропластов к марту (см. таблицу). К этому времени появляется крахмал в хлоропластах, в апреле начинается изменение положения органелл и обратная реорганизация структуры клетки; к июню следующего вегетационного периода клетки мезофилла приобретают «летнее» строение.

Для клеток меристемы свойственна иная динамика структурных перестроек зимой. Они начинаются уже в середине зимы, задолго до появления первых митозов, и свидетельствуют о повышении метаболической активности клетки. Начиная с января снижается содержание крахмала в пластидах и липидных капель в цитоплазме, уменьшается толщина клеточных стенок (см. таблицу). Число, размеры, доля гранулярного компонента ядрышек повышаются (см. таблицу). Происходит разборка стопок ГЭР. Наблюдается значительное увеличение общей протяженности мембран тилакоидов пластид (см. таблицу); при этом отмечается параллельное расположение тилакоидов (табл. II, *Е*). В начале весны содержание запасных веществ вновь несколько повышается (см. таблицу). Годичный цикл развития замыкается в мае, когда качественные и количественные характеристики структуры клеток апикальной меристемы практически сходны с летними.

Обсуждение

На ранних стадиях подготовки к зиме (ранние стадии cold acclimation) у двух исследованных типов клеток — апикальной меристемы и мезофилла хвои — наблюдаются разные изменения структурно-метаболической активности.

Структурные изменения в клетках апикальной меристемы свидетельствуют о постепенной минимализации метаболической активности в это время. В конце лета

на последних стадиях формообразования в почку начинают поступать запасные вещества (Kozlowski, 1992), которые можно визуализировать в меристеме уже в сентябре в виде отложений крахмала в пластидах, липидных капель в цитоплазме и, возможно, утолщения клеточных оболочек, где могут откладываться запасные полисахариды (Котеева, 1997). Структурные признаки ядрышкового аппарата характеризуют значительное снижение его активности (Котеева, 1999). Что касается образования стопок цистерн ГЭР в меристематических клетках поздней осенью, то, скорее всего, подобная структура отражает неактивное состояние ЭР (Dereuddre, 1972, 1981) и соответственно может свидетельствовать о состоянии метаболического покоя меристемы.

В клетках мезофилла сосны, наоборот, наблюдается фаза активации метаболических процессов в период холодовой акклимации, сопровождающаяся ультраструктурными изменениями, сходными с теми, которые наблюдались в кортикальных клетках тополя (Sagisaka et al., 1990). Начинающееся в октябре уменьшение объема вакуоли коррелирует с повышением морозоустойчивости (Pomeroy, Siminovitch, 1971), поскольку ведет к снижению содержания и/или перераспределению свободной воды внутри клетки с большой центральной вакуолью, благодаря чему исключается опасность образования крупных кристаллов льда (Levitt, 1980; Новицкая, 1985). Увеличение объема цитоплазмы при этом происходит за счет повышения парциального объема органелл и, большей частью, цитозоля. Объем цитозоля возрастает вследствие новых синтезов, что обосновывается данными по активации белок-синтезирующего комплекса и ядрышкового аппарата (Sagisaka et al., 1990; Kuroda, Sagisaka, 1993; Котеева, 1999) и увеличению содержания белков в это время (Ukaji et al., 1999). Синтезу и накоплению веществ-криопротекторов и повышению объема цитозоля придается адаптивное значение (Kuroda, Sagisaka, 1993). Так, накопление особых белков (freezing-tolerante proteins), предполагаемая функция которых заключается в защите клетки от обезвоживания, вызываемого замерзанием воды в межклетниках, прямо коррелирует с морозоустойчивостью. При этом надо отметить тот факт, что содержание этих белков увеличивается только в тканях, для которых существует опасность внутриклеточного замерзания воды (клетки эпидермы, коровой паренхимы и тканей проводящей системы), но не в слабовакуолизированных клетках апикальной меристемы (Houde et al., 1995).

В литературе имеются данные о подобном изменении уровня метаболической активности меристем и постоянных тканей осенью (Сергеев, Сергеева, 1977). Авторы объясняют это тем, что ядерная ДНК клеток меристемы блокируется особыми белками (слабая метилофилия ядра), обусловливая тем самым состояние глубокого покоя почек древесных растений. Белками при этом репрессируются гены, контролирующие рост почек. Активация же метаболизма в постоянных тканях, где во время глубокого покоя обнаруживаются пиронинофильные ядра, связана с биосинтезами, происходящими при подготовке к зиме и повышении морозоустойчивости (Сергеев, Сергеева, 1977).

Для большинства дифференцированных клеток было показано преобразование цистернальной формы ГЭР, свойственной клеткам летом, в везикулярную и/или тубулярную форму АЭР зимой (Pomeroy, Siminovitch, 1971; Chabot, Chabot, 1975; Wisniewski, Ashworth, 1985; Sauter et al., 1996). Такое изменение морфологии ЭР идет параллельно с увеличением морозоустойчивости во время процесса холодовой закалки (Sauter et al., 1996; Fujikawa, Takabe, 1996). На основании этих данных предполагается, что формирование высокоразвитого АЭР зимой прямо связано с развитием морозоустойчивости побега. Это широко распространенное мнение неприменимо к апикальной меристеме, поскольку АЭР не отмечается в клетках этого типа ни на одной стадии годичного цикла. Но связано это, скорее всего, не с типом клеток, а с отсутствием значительных по занимаемому объему вакуолей. Так, для камбия — меристематических инициалей вторичных проводящих тканей, клетки которых содержат крупную центральную вакуоль, — показано формирование развитого АЭР везикулярного и тубулярного типов в зимнее время (Murmanis, 1971; Farrar, Evert, 1997). У сосны в клетках сердцевинной меристемы апекса побега, которые гораздо

более вакуолизированы, чем клетки периферической меристемы, формируется везикулярный АЭР зимой (Котеева, 1998). Таким образом, преобразование цистерн ГЭР в везикулы или трубочки АЭР зимой происходит только в вакуолизированных клетках. При этом есть основание считать, что инициирующим фактором для этого преобразования являются низкие температуры (Мирославов, Котеева, 2002). Тезис о непосредственной связи формирования АЭР и развития морозоустойчивости нуждается в дополнении — он применим только к довольно вакуолизированным клеткам. Это является косвенным подтверждением гипотезы о роли АЭР как структуры, участвующей в перераспределении воды в тканях при колебаниях температур в осенне-зимнее время (Sauter et al., 1996; Fujikawa, Takabe, 1996; Мирославов и др., 2000).

Подготовка клеток мезофилла к зиме сопровождается адаптивной реорганизацией тилакоидной системы хлоропластов в сторону более светового типа, что снижает вероятность повреждения фотосинтетического аппарата при стрессовой комбинации низких температур и высокой интенсивности света (особенно весной) (Anderson, Andersson, 1988). Пластиды клеток меристемы не имеют гран. Но и у них отмечаются сезонные перестройки тилакоидной системы, имеющие специфический характер: уменьшение протяженности мембран осенью и синтез и параллельное расположение мембран тилакоидов в середине зимы. Такие особенности были отмечены только для пластид меристематических клеток (Hohtola et al., 1984; Sagisaka, 1992); предполагается, что они имеют значение для возобновления роста.

Интенсификация делений, появление картин слияний и разрушений части хлоропластов клеток мезофилла в строго определенные календарные сроки — явление, коррелирующее с сезонным ходом температур, но, скорее всего, не несущее адаптивной нагрузки. С использованием морфометрических методов сезонная динамика числа хлоропластов была показана для клеток коры бархата амурского и мезофилла тиса остроконечного (Мирославов и др., 1992). По мнению Мирославова и Котеевой (2002), именно низкие температуры являются необходимым фактором для смены популяции хлоропластов в период, когда фотосинтез отсутствует или подавлен. В меристематических клетках четкой динамики численности пластид не выявлено. Однако в зимнее время встречаются профили как деления, так и слияния пластид. Пролиферация пластид после воздействия низкими температурами наблюдается также в клетках апикальной меристемы *Liatris spicata* (Bañón et al., 1996) и в меристеме почек яблони (Sagisaka, 1992). Авторы связывают такое явление с процессом выхода из состояния покоя. Таким образом, если принять во внимание все имеющиеся факты и результаты настоящего исследования, можно предположить, что у дифференцированных и недифференцированных клеток определенные стадии онтогенеза пластид связаны с периодом низких температур. Возможно, истоки этих процессов, зависимость от периода низких температур одинаковы для клеток растения, но проявления такой ритмичности индивидуального развития пластид модифицированы в зависимости от типа клетки.

В обоих исследованных типах тканей наблюдается увеличение числа митохондрий в период холодовой акклимации ранней осенью, в клетках мезофилла более значительное, чем в меристематических. Увеличение числа митохондрий — неспецифическая реакция клетки на действие многих стресс-факторов. Такая реакция считается адаптивной и может иметь значение для поддержания энергоемких процессов жизнедеятельности клетки как механизм компенсации снижения эффективности дыхания (Pihakaski, 1986; Кислюк и др., 1995). Сезонная пролиферация митохондрий показана для многих объектов и типов тканей (Barnett, 1975; Pihakaski, 1986; Sagisaka et al., 1989), причем инициирующим фактором в этом случае является действие низких температур (Мирославов, Котеева, 2002).

Динамика запасных веществ также тканеспецифична. У дифференцированных клеток мезофилла крахмал исчезает к середине осени. Уменьшение содержания крахмала коррелирует с максимальным уровнем морозоустойчивости, что было показано для кортикальных клеток некоторых древесных растений (Pomeroy, Siminovich, 1971; Sagisaka et al., 1990; Kuroda, Sagisaka, 1993). Это связано с тем, что во

время закаливания крахмал трансформируется в растворимые сахара, которые являются распространенными криопротекторами (Levitt, 1980; Kozlowski, 1992; Sauter et al., 1996). Липидные капли обнаруживаются в клетках мезофилла в октябре, достигают максимальных размеров в ноябре, и их содержание постепенно снижается к началу нового вегетационного сезона.

В меристеме наблюдается несколько иная динамика запасных веществ. Прежде всего крахмальные зерна, отсутствующие в летнее время, появляются в пластидах клеток меристемы осенью. Одновременно наблюдаются накопление липидных капель и утолщение клеточных стенок. К середине зимы, судя по структуре, запасные вещества в значительной мере утилизируются. Их содержание вновь увеличивается при возобновлении транспорта по проводящей системе с установлением постоянной теплой погоды весной. Сходная динамика содержания крахмала отмечалась также в спорогенных клетках микроспорангия сосны обыкновенной (Hohtola et al., 1984) и в клетках апикальной меристемы побега тополя (Sagisaka, 1992). Такое различие динамики запасных веществ в разных тканях может быть связано как с различным их статусом (мезофилл как донорная система, меристема — акцептор запасных веществ), так и особенностями их функционирования в годичном цикле.

Различия между тканями наблюдаются также в сроках появления первых структурных признаков активации метаболизма. Для меристемы — это середина зимы, когда происходит уменьшение содержания запасных веществ, разборка стопок ГЭР, повышение парциального объема ядрышек, увеличение общей протяженности мембран тилакоидов пластид. Такая ранняя реактивация меристемы может иметь значение для своевременного возобновления ростовых процессов. В мезофилле первые признаки обратной перестройки структуры из «зимнего» состояния в «летнее» появляются лишь в середине весны. Однако следует учитывать, что функционирование клеток мезофилла продолжается и в зимнее время — фотосинтез может идти даже при отрицательных температурах (до –7 °С), а структурная реорганизация тилакоидной системы хлоропластов происходит в направлении, ведущем к снижению опасности фотоингибирования, но не затрагивает эффективности фотосинтеза из-за перестроек, повышающих ассимиляционную способность каждой фотосинтетической единицы (Hansen et al., 1996; Vogg et al., 1998). Таким образом, более позднее начало инверсии структуры весной в клетках мезофилла по сравнению с меристемой может быть связано с защитой фотосинтетического аппарата, но его функционирование зависит только от весеннего хода температур.

Заключение

Клетки апикальной меристемы побега и мезофилла хвои сосны обыкновенной не инактивируются в зимнее время — в них на протяжении этого периода происходят ультраструктурные перестройки, отражающие периодические изменения интенсивности метаболизма. На основании сравнительного анализа структурных изменений в годичном цикле в клетках двух типов можно говорить о том, что сезонная ритмика структурных изменений зависит от особенностей структурной организации и/или функциональной нагрузки клеток различных тканей.

В частности, сильно вакуолизированные клетки претерпевают значительные структурно-метаболические перестройки, приводящие к снижению их оводненности и обеспечивающие быстрое перераспределение в ней воды, что снижает вероятность образования внутриклеточного льда. В этом случае снижение вакуолизации и увеличение объема цитоплазмы, синтез веществ-криопротекторов и гидролиз крахмала в сахара, развитие системы везикулярного и трубчатого АЭР являются ткане-неспецифичными признаками, формирование которых зависит только от ***структурных особенностей***, в данном случае — существенной вакуолизации. Например, вышеперечисленные сезонные структурные перестройки наблюдаются в клетках как большинства дифференцированных тканей (кора, мезофилл листа, паренхима ксилемы и

флоэмы), так и в камбии — меристеме, клетки которой вакуолизированы. Высокий уровень морозоустойчивости коррелирует в этом случае с минимализацией содержания свободной воды и со способностью к быстрому перераспределению воды в клетке в случае резких колебаний температур.

С другой стороны, специфический характер сезонных перестроек может быть связан с ***особенностями функционирования*** тех или иных тканей. Так, переход в состояние покоя, прохождение различных фаз периода покоя, выход из него сопровождаются специфическими изменениями структуры клеток апикальной меристемы (динамика содержания запасных веществ и структуры ядрышкового аппарата, инактивация ГЭР в виде стопок цистерн). В этом случае степень морозоустойчивости меристем коррелирует с уровнем покоя. У мезофилла можно отметить изменения, связанные с защитой фотосинтетического аппарата (реорганизация тилакоидной системы и, возможно, перемещение хлоропластов). Причем из-за опасности повреждения пигментной системы в условиях весенней нестабильности температур и высокой инсоляции инверсия структуры клеток мезофилла происходит гораздо позже, чем отмечаются первые признаки активации в меристеме.

Наконец, структурные изменения, не имеющие явного адаптивного к условиям зимы значения, — сезонная динамика численности пластид в клетке. В двух исследованных типах клеток наблюдается разная динамика этого показателя.

Пример иного порядка — увеличение числа митохондрий не зависит от типа ткани. Этот признак неспецифичен. Варьировать могут только интенсивность пролиферации органелл и соответственно порядок увеличения их численности.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 00-04-48571).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кислюк И. М., Мирославов Е. А., Палеева Т. В. Стимуляция дыхания листьев пшеницы и пролиферация митохондрий в их клетках под влиянием охлаждения // Физиол. раст. 1995. Т. 42. № 4. С. 603—606.

Котеева Н. К. Изменение ультраструктуры клеток апикальной меристемы побега *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) в годичном цикле // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 6. С. 10—23.

Котеева Н. К. Эндоплазматический ретикулум клеток апикальной меристемы побега и мезофилла хвои сосны обыкновенной в годичном цикле // Тр. конф. «Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI вв.». СПб., 1998. Т. 1. С. 45—46.

Котеева Н. К. Изменение структуры ядрышек клеток апикальной меристемы побега и мезофилла хвои сосны обыкновенной в годичном цикле // Цитология. 1999. Т. 41. № 6. С. 479—484.

Мирославов Е. А., Алексеева О. А., Наумова Л. В. К проблеме обновления хлоропластов // Цитология. 1992. Т. 34. № 6. С. 28—32.

Мирославов Е. А., Котеева Н. К. Сравнительная характеристика сезонной динамики ультраструктуры клеток мезофилла *Taxus cuspidata* (*Taxaceae*), произрастающего в парке и оранжерее // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 7. С. 40—49.

Мирославов Е. А., Котеева Н. К., Бармичева Е. М. В клетках мезофилла ранневесенних эфемероидов развивается агранулярный эндоплазматический ретикулум // Цитология. 2000. Т. 42. № 11. С. 1014—1025.

Новицкая Ю. Е. Адаптация сосны к экстремальным факторам среды // Физиолого-биохимические основы роста и адаптации сосны на Севере. Л., 1985. С. 113—131.

Сергеев Л. И., Сергеева К. А. Структурно-метаболические механизмы адаптации древесных растений к неблагоприятным факторам среды // Сезонные структурно-метаболические ритмы и адаптация древесных растений. Уфа, 1977. С. 11—36.

Anderson J. M., Andersson B. The dynamic photosynthetic membrane and regulation of solar energy conversion // Trends Biochem. Sci. 1988. Vol. 13. P. 351—355.

Bañón S., Fernández J. A., Ortuño A., Delrio J. A. Ultrastructural changes in the apical meristem of *Liatris spicata* cv. Callilepis during dormancy breaking // J. Horticult. Sci. 1996. Vol. 71. P. 777—784.

Barnett J. R. Seasonal variation of organelle numbers in sections of fusiform cambium cells of *Pinus radiata* D. Don // New Zealand J. Bot. 1975. Vol. 13. P. 325—332.

Berggren B. Ultrastructure of dormant buds of *Salix* sp. in early winter // Nord. J. Bot. 1985. Vol. 5. P. 475—488.

Berggren B. Structure and cytochemistry of the procambium in *Salix* buds during dormancy and dormancy breaking // Nord. J. Bot. 1987. Vol. 7. P. 153—167.

Bigras F. J. Conifer bud dormancy and stress resistance: a forestry perspective // Plant dormancy: physiology, biochemistry and molecular biology. London, 1996. P. 171—192.

Cecich R. A. The histochemistry and ultrastructure of jack pine microsporangia during winter // Am. J. Bot. 1984. Vol. 71. P. 851—864.

Chabot J., Chabot B. Developmental and seasonal patterns of mesophyll ultrastructure in *Abies balsamea* // Can. J. Bot. 1975. Vol. 53. P. 259—304.

Dereuddre J. Sur la présence, en hiver de groupes de saccules appartenant au réticulum endoplasmique dans les méristèmes apicaux et les ébauches foliaires de bourgeons d'arbres // J. Microsc. 1972. Vol. 14. P. 35a.

Dereuddre J. Effects d'un traitement à 5 °C sur l'organisation du réticulum endoplasmique dans les ébauches foliaires des bourgeons de *Pirus malus* L. // C. R. Sean. Acad. Sci. France. 1981. Vol. 128. P. 83—89.

Farrar J. J., Evert R. F. Seasonal changes in the ultrastructure of the vascular cambium of *Robinia pseudoacacia* // Trees — structure and function. 1997. Vol. 11. P. 191—202.

Fujikawa S., Takabe K. Formation of multiplex lamellae by equilibrium slow freezing of cortical parenchyma cells of mulberry and its possible relationship to freezing tolerance // Protoplasma. 1996. Vol. 190. P. 189—203.

Hansen J., Vogg G., Beck E. Assimilation, allocation and utilization of carbon by 3-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees during winter and early spring // Trees — structure and function. 1996. Vol. 11. P. 83—90.

Hohtola A., Kupila-Ahvenniemi S., Ohtonen R. Seasonal changes in the cytoplasmic structures of sporogenous cells of the Scotch pine // Ann. Bot. Fennici. 1984. Vol. 21. P. 143—149.

Houde M., Daniel C., Lachapelle M., Allard F., Laliberte S., Sarhan F. Immunolocalization of freezing-tolerance-associated proteins in the cytoplasm and nucleoplasm of wheat crown tissues // Plant J. 1995. Vol. 8. P. 583—593.

Jian L. C., Li J. H., Li P. H. Seasonal alteration in amount of Ca^{2+} in apical bud cells of mulberry (*Morus bombcis* Koidz.): an electron microscopy cytochemical study // Tree Physiol. 2000. Vol. 20. P. 623—628.

Jokela A., Sarjala T., Huttunen S. The structure and hardening status of Scots pine needles at different potassium availability levels // Trees — structure and function. 1998. Vol. 12. P. 490—498.

Kozlowski T. T. Carbohydrate sources and sinks in woody plants // Bot. Review. 1992. Vol. 58. P. 107—222.

Krasowski M. J., Owens J. N. Seasonal changes in the apical zonation and ultrastructure of coastal douglas fir seedlings (*Pseudotsuga menziesii*) // Am. J. Bot. 1990. Vol. 77. P. 245—260.

Kuroda H., Sagisaka S. Ultrastructural changes in cortical cells of apple (*Malus pumila* Mill.) associated with cold hardiness // Plant Cell Physiol. 1993. Vol. 34. P. 357—365.

Levitt J. Response of plants to environmental stresses. Vol. I. Chilling, freezing and high temperature stresses. New York, 1980. 497 p.

Lynch D. V., Rivera E. R. Ultrastructure of cells in the overwintering dormant shoot apex of *Rhododendron maximum* L. // Intern. J. Plant Sci. 1981. Vol. 142. P. 63—72.

Murmanis L. Structural changes in the vascular cambium of *Pinus strobus* during annual cycle // Ann. Bot. 1971. Vol. 35. P. 133—141.

Pearce R. S., Houlston C. E., Atherton K. M., Rixon J. E., Harrison P., Hughes M. A., Dunn M. A. Localization of expression of three cold-induced genes, blt101, blt4.9, and blt14, in different tissues of the crown and developing leaves of cold-acclimated cultivated barley // Plant Physiol. 1998. Vol. 117. P. 787—795.

Pihakaski S. Quantitative seasonal variation in mitochondrial ultrastructure of mesophyll cells of *Diapensia lapponica* L. with reference to some effects of fixative osmolality // Protoplasma. 1986. Vol. 131. P. 107—117.

Pomeroy M. K., Siminovitch D. Seasonal cytological changes in secondary phloem parenchyma cells in *Robinia pseudoacacia* in relation to cold hardiness // Can. J. Bot. 1971. Vol. 49. P. 787—795.

Sagisaka S. A cold environment is a prerequisite for formation of «plastid initials» in winter buds of poplar // Plant Physiol. 1992. Vol. 99. P. 1657—1663.

Sagisaka S., Asada M., Ahn Y. H. Ultrastructure of poplar cortical cells during the transition from growing to wintering stages and vice versa // Trees. 1990. Vol. 4. P. 120—127.

Sagisaka S., Asada M., Kuroda H. Dormancy breaking is followed by mitochondria proliferation in Poplar and Apple trees in milieu of midwinter // Plant Cell Physiol. 1989. Vol. 30. P. 79—84.

Sagisaka S., Kuroda H. Changes in the ultrastructure of plastids after breaking of dormancy in perennials // Bioscien. Biotech. Biochem. 1991. Vol. 55. P. 1671—1673.

Sauter J. J., Wisniewski M. E., Witt W. Interrelationships between ultrastructure, sugar levels, and frost hardiness of ray parenchyma cells during frost acclimation and deacclimation in poplar (*Populus × canadensis* Moench [robusta]) wood // J. Plant Physiol. 1996. Vol. 149. P. 451—461.

Vogg G., Heim R., Schafer C., Beck E. Frost hardening and photosynthetic performance of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) needles. I. Seasonal changes in the photosynthetic apparatus and its function // Planta. 1998. Vol. 204. P. 193—200.

Welbaum G., Bian D., Hill D., Grayson R., Gunatilaka M. Freezing tolerance, protein composition, and abscisic acid localization and content of pea epicotyl, shoot, and root tissue in response to temperature and water stress // J. Exp. Bot. 1997. Vol. 48. P. 643—654.

Wisniewski M. E., Ashworth E. N. Ultrastructural changes related to cold hardiness in cortical and xylem parenchyma cells of *Prunus persica* // Am. J. Bot. 1985. Vol. 72. P. 836—837.

Wisniewski M. E., Ashworth E. N. A comparison of seasonal ultrastructural changes in stems of peach (*Prunus persica*) that exhibit contrasting mechanisms of cold hardiness // Intern. J. Plant Sci. 1986. Vol. 147. P. 407—417.

Ukaji N., Kuwabara C., Takezawa D., Arakawa K., Yoshida S., Fujikawa S. Accumulation of small heat-shock protein homologs in the endoplasmic reticulum of cortical parenchyma cells in mulberry in association with seasonal cold acclimation // Plant Physiol. 1999. Vol. 120. P. 481—489.

SUMMARY

Rhythmics in the ultrastructure of the shoot apical meristem and mesophyll cells in *Pinus sylvestris* was investigated in annual cycle. It was shown that, during the period of winter acclimation, when large amounts of reserves were accumulated, the structural evidence of metabolic activity reduction was observed in meristem cells. The cisternal stacks of the rough endoplasmic reticulum were formed, the number and dimensions of nucleoli and the volume density of their granular component reduced, and the frequency of cytoplasmic ribosomes decreased. Alternatively, in mesophyll cells structural changes were observed at that time that indicated metabolism activation. These were the increase in the number and dimensions of nucleoli, as well as the rise of cytosol volume and ribosome frequencies, etc. In addition, the tubular smooth endoplasmic reticulum was formed and vacuolar volume decreased in mesophyll cells, the changes that appeared to play mainly adaptive role. The reorganization of thylakoid system and dynamics of plastid number that were observed during winter also were different in the two cell types, though in winter organelle divisions and fusion were observed in both cases. Proliferation of mitochondria was found both in meristem and mesophyll cells, but the increase in their number was very different and was more in mesophyll. The comparative analysis of seasonal structural changes in cells of two different type indicated the dependence of these changes on the structural organization and/or functional specialization of cells. The structural bases of tolerance to low temperatures differ in cells of different tissues.

УДК 581.4 : 582.594.2 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 11

© И. В. Татаренко

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *NEOTTIA NIDUS-AVIS* (*ORCHIDACEAE*)

I. V. TATARENKO. BIOLOGICAL AND MORPHOLOGICAL FEATURES OF *NEOTTIA NIDUS-AVIS* (*ORCHIDACEAE*)

Московский педагогический государственный университет
129278 Москва, ул. Кибальчича, д. 6, корп. 5
E-mail irina@mozhaysk.net
Поступила 21.03.2000

Приведены результаты изучения вегетативной морфологии *Neottia nidus-avis*. Было установлено, что в Подмосковье растения этого вида являются монокарпиками и онтогенез особи протекает за 3—5 лет. В Крыму и на Кавказе многие особи поликарпичны и продолжительность их жизни составляет 6—9 лет. Прослежены различные стадии формирования придаточных почек на корнях и пазушных почек на побеге гнездовки. Приведены новые данные по морфогенезу побегов, онтогенезу, строению популяций. Определена интенсивность микоризной инфекции в корнях и корневищах особей разных возрастных состояний.
Ключевые слова: *Neottia nidus-avis*, морфология, онтогенез, микориза.

Гнездовка обыкновенная (*Neottia nidus-avis* (L.) Rich.) широко распространена в Западной и Восточной Европе, а также на Кавказе, в Юго-Западной Азии и Западной Сибири. В Восточной Сибири и на Дальнем Востоке ее замещает викарирующий вид *N. papilligera* Schlechter. Оба вида очень близки по своим морфологическим и экотопическим особенностям; они произрастают в лесах разного типа на богатых рыхлых субстратах, на участках с несомкнутым травяным покровом.

N. nidus-avis в течение длительного времени была объектом разностороннего изучения. Особенности ее роста впервые были описаны в классическом труде немецкого ботаника T. Irmish (1853), чьи данные использованы и другими исследователями при характеристике этого вида (Ziegenspeck, 1936; Summerhayes, 1951, и др.). Среди сравнительно новых оригинальных исследований можно выделить работу M. Champagnat (1971), в которой на анатомическом уровне прослежено развитие придаточных побегов на корнях *N. nidus-avis* и выяснено, что рост почки начинается

вследствие клеточной дифференциации в самых верхних эпидермальных слоях апекса корня.

В нашей работе дан комплексный анализ биологических, морфологических и экологических особенностей вида, его популяционной биологии и репродуктивной стратегии. Нами было изучено 7 популяций *N. nidus-avis* в Подмосковье и Крыму в 1992—1999 гг.

Морфология побегово-корневой системы и способы вегетативного размножения

Вегетативный побег гнездовки подземный. Он представлен короткометамерным корневищем, моноподиально нарастающим вплоть до заложения в почке терминального соцветия (рис. 1). Корневище несет сочные чешуевидные листья длиной от 0.1—0.2 см в базальной части, до 0.5—0.8 см в апикальной части. По мере роста листья становятся более плотными, кожистыми. Они довольно быстро отмирают, частично или полностью, и малозаметны среди многочисленных придаточных корней. В основании цветоноса развиваются кожистые влагалищные листья, а в верхней его части — прицветные листья (брактеи). Листорасположение, двурядное на корневище, сменяется трехрядным на цветоносе. На корневище в пазухе каждого чешуевидного листа закладывается по одной почке. Большая часть их остается спящими.

Утолщенные придаточные корни возникают на побеге на стадии его внутрипочечного развития (рис. 2). Эти корни чрезвычайно плотно размещаются на всех междоузлиях подземного побега.

Корни гнездовки обыкновенной способны образовывать придаточные побеги, что было замечено еще в середине XIX в. (Prillieux, 1856). Образование придаточных почек на верхушках корней описано и для некоторых других видов орхидных: *Pogonia ophioglossoides* (L.) Ker. (Holm, 1900), *P. japonica* Rchb. f. (Татаренко, 1996), *Listera cordata* (L.) R. Br. (Виноградова, 1996).

На рис. 3 показаны различные стадии формирования почек на корнях *N. nidus-avis*. У подавляющего большинства корней перед началом процессов дифференциации почечных структур на апексе корня наблюдается образование «перетяжки», отделяющей кончик корня от базальной его части. Этот отделенный кончик можно рассматривать как «протокорм» вегетативного происхождения. В некоторых случаях образование придаточной почки начинается на верхушке корня, не отделенной перетяжкой (рис. 3, *а*), но эта почка всегда гибнет на самых первых стадиях развития (рис. 3, *б*). Формирование придаточной почки обычно происходит именно на «протокорме» (рис. 3, *г, д*), причем довольно редко кончики корней, отделенные перетяжками, остаются недифференцированными (рис. 3, *в*). Иногда на одном апексе формируются сразу две почки на разных стадиях развития (рис. 3, *д, е*). Заложение корней в основании «протокорма» происходит множественно (рис. 3, *ж*).

Существует предположение, что образование придаточных почек на корнях орхидных некоторым образом связано с воздействием микоризного гриба (Rasmussen, 1995). Обычно корень гнездовки инфицирован грибом по всей его длине достаточно равномерно, за исключением 2—5-миллиметровой зоны меристематической активности на верхушке корня. Интересно проследить особенности распространения гиф грибов в корнях, образующих почечные структуры. Фигурными скобками на рис. 3 показаны уровни локализации микоризной инфекции. Проникновение гиф до апекса корня (рис. 3, *б*) ведет к его отмиранию. Апикальные части корней, отделенные перетяжками, свободны от гриба (рис. 3, *в—е*). Микориза формируется выше уровня перетяжки лишь после начала образования придаточных корней на «протокорме» (рис. 3, *ж*). Более раннее проникновение гриба выше перетяжки сопровождается гибелью «протокорма».

По некоторым данным (Князев, Князева, 1988; Rasmussen, 1995), образование почек происходит на корнях гнездовки, самостоятельно существующих в почве после



Рис. 1. Вегетативные и генеративные побеги *Neottia nidus-avis*.

а — ювенильное, *б* — имматурное, *в* — взрослое виргинильное, *г* — генеративное растение вегетативного происхождения, *д* — особь семенного происхождения.

отмирания материнского побега. Мы также наблюдали корни с почками, автономно существующие в почве некоторое время. Однако само заложение почек на корнях происходило, пока корни были соединены с живым побегом. Корни, не имеющие почек, всегда отмирали целиком вместе с побегом. Корни, существующие в почве автономно, отмирают постепенно. Иногда живой остается только апикальная часть корня, отделенная перетяжкой (рис. 3, *г*). К самостоятельному существованию и дальнейшему росту способны почки, в основании которых заложены собственные корневые зачатки (рис. 3, *ж*). В пределах одного клона гнездовки обыкновенной, изученного на Кавказе, из 176 корней с почками около 25 % находились в отмершем состоянии.

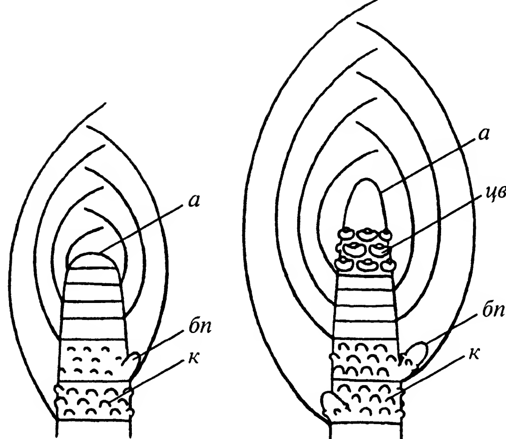


Рис. 2. Строение вегетативной (*1*) и генеративной (*2*) верхушечных почек *Neottia nidus-avis*.

а — апекс, *бп* — боковая почка, *к* — корни, *цв* — зачаточные цветки.

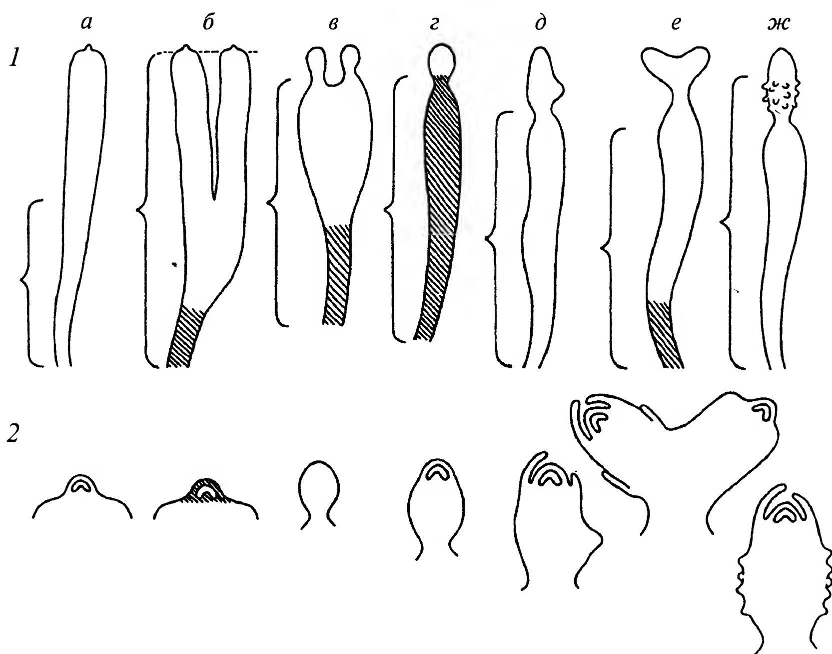


Рис. 3. Различные стадии формирования почек на корнях *Neottia nidus-avis*.

1 — корни, несущие почки; *2* — увеличенное изображение строения почки на каждом корне соответственно. *а—ж* — разные стадии формирования почек; штриховкой обозначена отмершая часть корня, скобкой — уровень распространения гриба в корне.

Большинство особей *N. nidus-avis* монокарпично (Ziegenspeck, 1936). При моноподиальном нарастании побега семенного происхождения образуется корневище U-образной формы (рис. 1, *д*). Побег сначала заглубляется, а потом растет плагиотропно до поворота вверх при образовании цветоноса. У некоторых особей за счет развития пазушных почек начинается ветвление корневища. Одновременное развитие верхушечной и 1—3 пазушных почек приводит к образованию 2—4 генеративных побегов у одной особи. В случае гибели верхушечной почки надземные побеги формируются из пазушных почек. После цветения и созревания плодов особь

Морфометрические характеристики возрастных состояний
N. nidus-avis (Краснодарский край)

Признак	*j*	*im*	*v*	*g*
Длина корневища, см	0.3—1	1—2	3—5	5—8
Число корней	3—15	20—50	80—120	110—230
Длина корней, см	0.1—0.9	0.5—1	1.5—3	2.5—5
Длина верхушечной почки, см	0.1—0.2	0.3—0.7	0.9—2.8	—
Высота надземного побега, см	—	—	—	10—45
Число цветков	—	—	—	13—48

Примечание. Возрастные состояния: *j* — ювенильное, *im* — имматурное, *v* — виргинильное, *g* — генеративное.

отмирает целиком, включая цветоносы, корневище и корни. Такой тип функционирования побега характерен для северных популяций *Neottia.*

В южных регионах, в Крыму и на Кавказе, растения гнездовки часто оказываются поликарпиками. После окончания плодоношения отмирает только цветонос, а корневище сохраняет свою жизнеспособность еще 2—3 года. При этом всегда наблюдается развитие боковых побегов из пазушных почек. Такие побеги характеризуются изначальным плагиотропным ростом корневища (рис. 1, *в*), поэтому их легко отличить от побегов семенного происхождения. Они образуют цветоносы на следующий год. В свою очередь их корневище ветвится так же, как материнское, и боковые побеги цветут на следующий год. В южных популяциях *N. nidus-avis* многие особи цветут дважды, трижды и, вероятно, более.

Таким образом, вегетативное размножение гнездовки обыкновенной может осуществляться двумя способами: за счет разрастания самого побега и за счет образования придаточных почек на корнях. В первом случае пазушные почки, располагающиеся в базальной части корневища, образуют ювенильные и имматурные побеги, а почки, размещающиеся ближе к основанию цветоноса, сразу формируют генеративные боковые побеги. Развитие спящих пазушных почек может наблюдаться уже у имматурных особей, однако наиболее часто оно встречается у взрослых растений. Интенсивность этого способа вегетативного размножения невелика. Так, в популяции *N. nidus-avis* в Краснодарском крае, насчитывавшей более 50 генеративных и около 80 вегетативных особей, вегетативное размножение было отмечено у 1 % растений.

Второй способ вегетативного размножения гнездовки обыкновенной — образование вегетативных зачатков на апексах корней. При этом способе размножения наблюдается глубокое омоложение вегетативного потомства, которое соответствует стадиям протокорма и ювенильного растения семенного происхождения. Корни с почками отмечены нами у имматурных, виргинильных и генеративных особей. У вегетативных особей почки образуются на единичных, а у генеративных — на 30—60 и более корнях. Интенсивность такого размножения может быть весьма высока. В условиях Уральского региона вегетативное размножение посредством образования почек на корнях наблюдалось у 25—30 % особей (Князев, Князева, 1988). По нашим данным, для Подмосковья, Кавказа и Крыма этот показатель не превышает 3 %.

Морфогенез и сезонный ритм развития побегов

Образование новых метамеров побега гнездовки происходит постепенно на протяжении всего вегетационного периода. При этом строение верхушечной почки остается постоянным: по мере заложения нового метамера на апексе метамер в базальной части почки вытягивается и становится метамером корневища. После формирования соцветия в верхушечной почке нарастание побега прекращается. Как вегетативная, так и генеративная почка состоит из шести метамеров и апекса, два

нижних междоузлия несут зачатки придаточных корней и пазушные почки. Апикальная меристема вегетативной почки недифференцирована, а генеративной — образует зачаточное соцветие (рис. 2).

На корневище в пазухах всех чешуевидных листьев располагаются боковые почки. Заложение их происходит на самых ранних этапах морфогенеза побега. Уже на стадии внутрипочечного развития в пазушных почках II порядка («дочерних») у взрослых виргинильных и генеративных особей хорошо заметны пазушные почки III порядка («внучатые») (рис. 2). У ювенильных растений боковые почки остаются слабо дифференцированными, у имматурных — состоят из 2—3 метамеров, на первом из которых закладываются корни. «Дочерние» почки виргинильных и генеративных особей имеют строение, сходное с верхушечной. «Внучатые» почки имеют 1—2 метамера и апекс.

У особей гнездовки из кавказских популяций выявлены следующие варианты развития боковых побегов. Боковой побег из верхней пазушной почки может пройти развитие до генеративного состояния в течение 1, 2 или 3 вегетационных периодов в зависимости от мощности побега первого порядка, его затрат на репродукцию и др. В большинстве случаев соцветие как в апикальной, так и в боковых почках оказывается полностью сформированным за год до начала цветения соответствующего побега.

Онтогенез и строение популяций

Процесс онтогенеза *N. nidus-avis* описан Irmish (1853). Развитие растения из семян происходит достаточно медленно. Лишь на 9—10-й год формируется надземный цветонос (Ziegenspeck, 1936). По нашим данным, развитие особи от стадии протокорма до генеративного возрастного состояния происходит в течение 6—9 лет на Кавказе, а в Подмосковье этот процесс занимает 3—5 лет.

Протокормы *N. nidus-avis*, как и у всех орхидных, представляют собой слабо дифференцированные образования (Irmish, 1853). После того как на протокорме начинает рост верхушечная почка, можно говорить об образовании ювенильного побега, на первых междоузлиях которого сразу появляются корни (рис. 1, *а*). Переход особи в имматурное возрастное состояние характеризуется не только заметным увеличением размеров корневища и корней, но и началом процессов дифференциации в пазушных почках на корневище. Генеративный период жизни особи обычно длится не более 1 года, лишь в случае развития боковых побегов — 2—4 года. Характеристики возрастных состояний *N. nidus-avis* приведены в таблице.

Отмирание особей в популяции наблюдается во всех возрастных группах. Генеративные особи иногда отмирают на стадии образования цветоноса внутри почки. В большинстве случаев деструктивные процессы быстро охватывают всю особь целиком, включая корневую систему. Особь может существовать некоторое время в «полусгнившем» состоянии, когда базальная часть корневища и расположенные на ней корни уже нежизнеспособны, а на апикальной части продолжаются ростовые процессы, в том числе ветвление побега. Иногда сгнивает сердцевина корневища, а кора и корни продолжают функционировать.

Состав популяций подземно растущих орхидей остается недостаточно исследованным вследствие трудности обнаружения молодых нецветущих особей. Изучение возрастной структуры популяций *N. nidus-avis* реально только при скоплении разновозрастных особей на небольшой площади. В Краснодарском крае нами было исследовано такое скопление, занимавшее площадку 25 × 25 см. Популяция насчитывала 49 особей, из которых 9 ювенильных, 13 имматурных, 12 взрослых виргинильных и 15 генеративных. Большой резерв для развития популяции составляли вегетативные зачатки, образовавшиеся на корнях некоторых особей. Уровень их развития соответствовал протокормам и ювенильным растениям семенного происхождения.

В популяциях гнездовки в Подмосковье основным способом размножения является семенное. Процент цветков, образующих плоды, довольно высок (75—85 %). Семена высыпаются из зрелых плодов в течение осени и следующей весны. Вегетативное размножение наблюдается редко. Часто такие популяции развиваются «пульсирующе». Все особи принадлежат к одной возрастной когорте. Они синхронно развиваются и переходят к цветению в один и тот же год. После массового цветения на данном участке в течение следующих 3—5 лет генеративные побеги не обнаруживаются. Затем опять происходит массовое цветение, и цикл повторяется. Популяция при этом может перемещаться на близлежащие участки. Часты случаи, когда гнездовка образует популяцию в ценозе лишь однажды. На Кавказе популяции обычно состоят из разновозрастных особей и длительно занимают участок. Генеративные побеги образуются ежегодно.

Микориза

Симбиотические взаимодействия гнездовки с микоризообразующими грибами уже более 90 лет являются объектом исследования (Bernard, 1909; Burgeff, 1932; Dörr, Kollmann, 1969; Татаренко, 1995). Гнездовка питается исключительно за счет микоризного гриба на протяжении всего онтогенеза, поэтому тип питания этой орхидеи предложено называть холомикотрофией (Крюгер, Шардакова, 1980). Микориза в корнях *N. nidus-avis* была описана как эумицетная птиофаговая (Селиванов, 1981). В наружном слое коры корней гриб находится в форме плотных клубков гиф (пелотонов), а во внутренних слоях происходит переваривание птиосом — специальных телец, образующихся при излиянии грибной плазмы в полость клетки хозяина (Татаренко, 1995: табл. 1, 2).

У гнездовки, как и у других микотрофных орхидей (*Corallorhiza, Limodorum, Gastrodia*), гриб, кроме корней, присутствует в корневище. Однако переваривание его происходит здесь по типу толипофаговых микориз, т. е. пелотоны постепенно перевариваются в тех же клетках, в которых они образовались. Корневища особей всех возрастных состояний заняты грибом вплоть до апикальной почки. В осевых частях пазушных почек гриб появляется после начала образования на них придаточных корней.

Для количественной оценки содержания гриба в подземных органах гнездовки мы используем показатель интенсивности микоризной инфекции (С) (Селиванов, 1981). В корнях и корневище гнездовки С = 70—90 %. Инфицирование корней происходит уже при длине 0.3—0.5 см. Гнездовка является сильно микотрофным растением во всех частях ареала. Интенсивность микоризной инфекции в корневище увеличивается с возрастом побега. Так, у ювенильного побега С = 20 %, гриб представлен слабо закрученными гифами; у взрослого виргинильного и генеративного побегов С = = 75—85 %, гриб существует в форме плотных пелотонов.

Подземные органы гнездовки содержат большое количество крахмала в качестве основного запасного питательного вещества (Растительные..., 1994). Именно поэтому в корневище гнездовки очень часто обнаруживаются почвенные беспозвоночные: личинки насекомых и нематоды. Нередки случаи повреждения и полного уничтожения соцветий на стадии внутрипочечного развития.

N. nidus-avis — наиболее распространенная в нашей стране микотрофная орхидея. На Дальнем Востоке произрастают еще три вида гнездовок: *N. papilligera, N. asiatica* Ohwi, *N. ussuriensis* (Kom. et Nevski) Soó, в Сибири и Средней Азии встречается *N. camtschatea* (L.) Reichenb. fil. Все гнездовки имеют единообразное строение побегово-корневой системы и сходный морфогенез побегов. Образование почек на корнях у этих видов пока не описано. Образование боковых побегов на корневище характерно для *N. papilligera*, что было многократно отмечено в ходе наших исследований этого вида на территории Приморского края. Многие гербарные образцы *N. camtschatea* (гербарии LE, MW, MHA) имеют от двух до пяти генеративных

побегов на одном растении, что свидетельствует об образовании нескольких пазушных побегов одновременно с терминальным. У *N. asiatica*, имеющего более мелкие размеры, ветвление корневища не наблюдалось. Дальневосточные виды гнездовок остаются слабо изученными растениями.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградова Т. Н. Ранние стадии развития тайника сердцевидного в природных условиях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 4. С. 82—92.

Князев М. С., Князева О. И. Особенности развития и возможные методы интродукции гнездовки настоящей на Урале // Интродукция, акклиматизация, охрана и использование растений. Куйбышев, 1988. С. 80—83.

Крюгер Л. В., Шардакова О. Н. Микосимбиотрофизм орхидных и некоторые вопросы их биологии // Микориза и другие формы консортивных связей в природе. Пермь, 1980. С. 20—28.

Растительные ресурсы России и сопредельных государств. Семейства *Butomaceae—Typhaceae*. СПб., 1994. 271 с.

Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М., 1981. 231 с.

Татаренко И. В. Микориза орхидных (*Orchidaceae*) Приморского края // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 8. С. 64—72.

Татаренко И. В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М., 1996. 206 с.

Bernard N. L'evolution dans la symbiose des orchidées et leur champignons commensaux // Ann. Sci. Nat. Bot. 1909. Vol. 9. Sér. 9. P. 1—96.

Burgeff H. Saprophytismus und Symbiose: Stubien an tropischen Orchideen. Jena, 1932. 249 S.

Champagnat M. Recherches sur la multiplication végétative de *Neottia nidus-avis* // Ann. Sci. Natur. Bot. et Biol. Véget. 1971. Vol. 12. N 3. P. 209—247.

Dörr I., Kollmann R. Fine structure of mycorhiza in *Neottia nidus-avis* (L.) L. C. Rich. (*Orchidaceae*) // Planta. 1969. Vol. 89. N 4. P. 372—375.

Holm T. Pogonia ophioglossoides, a morphological and anatomical study // Amer. J. Sci. Vol. 9. 1900. Ser. 4. P. 13—19.

Irmish T. Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen. Leipzig, 1853. 82 S.

Prillieux E. De la structure anatomique et du mode de végétation du *Neottia nidus-avis* // Ann. Sci. Nat. Bot. 1856. Vol. 5. Sér. 3. P. 267—279.

Rasmussen H. N. Terrestrial orchids from seed to mycotrophic plant. New York, 1995. 444 p.

Summerhayes V. S. Wild Orchids of Britain. London, 1951. 366 p.

Ziegenspeck H. Orchidaceae // Kirschner O., Loew E., Schröter C. Lebensgeschichte Blütenpflanzen Mitteleuropas. Stuttgart, 1936. Bd 1. Lfg. 4. 740 S.

SUMMARY

The results of a study of the vegetative morphology of *Neottia nidus-avis* are presented. It is shown the plants to be monocarpic in the center of European part of Russia (Moscow Province), however they trend to be polycarpic in the Caucasus and Crimea. Some differences in shoot development were observed in plants from these territories. The formation of adventitious buds on the roots of *N. nidus-avis* was illustrated in details. New data are reported concerning the morphogenesis of axillary shoots on the underground rhizome, the ontogenesis of the species, and structure of its populations. It was shown that young plants contained less mycorrhiza in their rhizomes than adult ones. The roots were heavily infected by fungi at all age states of plants.

УДК 581.1 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 11

© Г. Г. Левин

ВЛИЯНИЕ ВОЗРАСТА И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ИЗМЕНЕНИЕ ОКРАСКИ ЛИСТЬЕВ *SWIDA ALBA* (*CORNACEAE*)

G. G. LEVIN. EFFECT OF AGE AND ECOLOGICAL FACTORS ON COLOUR CHANGES IN *SWIDA ALBA* (*CORNACEAE*) LEAVES

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
Поступила 30.04.2002

Оптимальной для краснения листьев свидины является жаркая сухая погода, перемежаемая влажными прохладными периодами. В возникновении градиентов окраски листьев годичных побегов большую роль играют их влажность и отток фотоассимилятов, о чем свидетельствуют наблюдения в природе и опыты, в частности по кольцеванию стеблей. Незрелые листья при кольцевании, особенно при жаркой сухой погоде, светлеют и желтеют, зрелые, особенно при увеличении влажности, краснеют. Желтеющие листья после повышения влажности осенью нередко краснеют. Опыты с годичными побегами, у которых надламывали стебли или удаляли верхние или нижние листья, показали, что в изученных условиях не проявилось взаимного влияния листьев на их созревание, старение и изменение окраски.
Ключевые слова: возрастные изменения, окраска листьев, температура, влажность, антоциан, *Swida alba*.

Согласно литературным данным (Крамер, Козловский, 1983; Šesták, 1985; Maslova, Popova, 1993; Куренкова, 1998, и др.), образованию пигментов, в частности антоциана, и краснению листьев способствует сухая жаркая погода. Это представление нуждается в корректировке, о чем свидетельствуют наши многолетние исследования (Левин, 1997, 1999).

Цель работы — изучение роста, созревания, старения и изменения окраски листьев свидины в зависимости от экологических факторов: влажности, температуры, света и от возрастных изменений пневой поросли.

Материал и методика

Исследования проводились на Выборгской стороне г. Санкт-Петербурга в парковой зоне на участке между ул. Орбели и Институтским пр. по описанной ранее методике (Левин, 1997, 1999). Наблюдения велись в течение вегетационного периода 1999 г. Помимо наблюдений за растениями разного возраста проводилось изучение годичных побегов в экспериментальных условиях. В разные сроки их отделяли от ветвей, измеряли длину стеблей, длину и ширину листовых пластинок, число и размеры листьев на годичных побегах на разных фазах роста и старения. Толщина и жесткость листовых пластинок оценивались визуально и на ощупь.

Результаты и обсуждение

Влияние освещенности. В 1999 г. вследствие жаркого сухого лета тормозилось краснение листьев свидины. Со второй половины августа после выпадения дождей и понижения температуры краснение листьев ускорилось.

Обычно листья раньше и более интенсивно краснеют на освещенных сторонах кустов. Однако в 1999 г. многие листья в августе, до выпадения дождей, стали раньше краснеть на затененных сторонах. Очевидно, сильная жара и засуха вызвали перегрев листьев, сильный водный дефицит и депрессию фотосинтеза на хорошо освещенных сторонах кустов и тормозили синтез антоциана. Позже, в связи с понижением температуры и повышением влажности воздуха и почвы началось краснение листьев

и на освещенных сторонах кустов. Эти данные показывают, что краснение листьев в природе может тормозиться более или менее значительным обезвоживанием (которое, в частности, вызывает снижение фотосинтеза). Массовое краснение листьев происходит не в период высокого фотосинтеза, а после его сильного снижения (или прекращения) поздней осенью, часто при ослабленном освещении и даже ночью. Следовательно, краснение листьев — обычно результат последействия света, интенсифицирующего фотосинтез.

Влияние возраста пневой поросли и ветвей. В 1999 г. были продолжены наблюдения над листьями свидины на стареющих растениях пневой поросли или отдельных стареющих ветвей. Старение ветвей 1-го и 2-го порядков выражалось в ослаблении и прекращении ежегодных приростов многих веточек, в уменьшении числа и длины годичных побегов, числа и размеров листьев на побегах, в раннем прекращении роста листьев, в их неполном созревании, в раннем старении и изменении окраски. Листья, особенно верхние, менее зрелые, часто краснели неполностью, на верхушке и по краям пластинки, или оставались зелеными до отмирания. Некоторые листья начали краснеть уже в первой половине июля. Часть листьев (особенно нижние) сильно светлели и даже белели, что характерно для многих листьев, стареющих до полного созревания. Их пластинки нередко были ювенильными по форме — широкими (по отношению к длине), с тупым углом на верхушке. Ювенильность отмечена и у многих однолистных и двулистных побегов на стареющих растениях.

Для выяснения причины раннего старения листьев стебли с листьями и отдельные листья частично погружали в воду на рассеянном свете. Длительность жизни листьев в условиях этой процедуры сильно возрастала, если до опыта они не имели признаков сильного старения.

В опытах в первой половине августа с отрезками ветвей, несущими годичные побеги, после погружения стебля ветви в воду нижние частично покрасневшие листья зеленели (через 8—10 сут), а после развития корней (в сентябре) большинство листьев (5—8 см дл.) сохраняли зеленую окраску до середины ноября. Затем они светлели и белели. Последние листья отмерли в конце ноября и в начале декабря, значительно позже, чем на стареющих растениях. Таким образом, увеличению длительности жизни листьев способствовали улучшение водоснабжения, развитие молодых корней и удаление старых тканей.

Роль местоположения листьев. В 1999 г., как и в другие годы, наблюдались акропетальные, акропетально-базипетальные и базипетальные градиенты краснения листьев. При акропетальных градиентах верхние листья даже в октябре часто были еще зелеными, при акропетально-базипетальных градиентах зелеными были нижние и верхние листья или они краснели неполностью, а максимум краснения был у средних листьев.

Большинство годичных побегов расположено под острым углом к стеблю несущей ветви. Листья, обращенные к ее стеблю, обычно мельче супротивных. Асимметрия в размерах часто сопровождается асимметрией в окраске. Более мелкие листья обычно стареют и краснеют (или желтеют) раньше. Однако более крупные листья, часто более толстые и жесткие, нередко краснеют сильнее.

В конце октября было еще немало побегов с зелеными листьями. Как и в другие годы, часто не краснели или слабо краснели листья на многих более или менее затененных растениях, но нередко и на освещенных. Часто это были небольшие (до 5—7 см дл.) листья апикальной части побегов. Позже они светлели или желтели. Годичные побеги с красными листьями средней части побега и светло-зелеными листьями из верхней его части отделяли от ветвей и погружали в воду нижним концом. Нередко через несколько суток верхние листья краснели. Следовательно, в природе краснение их тормозилось понижением влажности при старении (даже при сохранении тургора). Однако у многих побегов верхние и даже средние по положению светловато-зеленые листья (6—7 см дл.) и после частичного погружения в воду не краснели, но в той или иной степени светлели или желтели.

Влияние кольцевания стеблей. Продолжалось изучение изменений окраски листьев свидины при кольцевании стеблей с первых чисел июля до второй половины октября. Кольцевание, блокируя отток фотоассимилятов из листьев, вызывает их избыточное накопление (Гамалей, 1990, 1998), ускоряет старение и способствует образованию антоциана.

В середине июля у побегов, окольцованных в начале этого месяца, листья не краснели, а приобретали светло-зеленоватую или светло-желтоватую окраску. Это были в основном базальные листья годичных побегов. На некоторых неокольцованных стеблях листья также светлели и желтели, но затем часто слабо краснели. Листья были еще небольшими, незрелыми, что ускоряло их высыхание, особенно при жаре и засухе.

В середине августа листья некоторых окольцованных и неокольцованных побегов довольно сильно покраснели. В дальнейшем краснение усиливалось вследствие созревания листьев и повышения влажности почвы и воздуха. Очевидно, повышение влажности не очень старых листьев усиливает их фотосинтез и способствует образованию антоциана. У многолистных окольцованных побегов более тонкие нижние и верхние листья часто были светло-зелеными. При погружении в воду светло-зеленые листья часто быстро краснели. Следовательно, их краснение нередко тормозилось обезвоживанием.

В середине июля был окольцован ряд многолистных побегов с числом листьев до 12—14. В конце июля или в начале августа у нескольких побегов нижние листья более или менее пожелтели, затем стали краснеть. При кольцевании во второй половине июля и в первой декаде августа у нескольких крупнолистных побегов нижние листья, а у некоторых побегов и листья двух-трех средних ярусов стали желтыми или светло-красными. Более тонкие и мягкие листья желтели вначале, более толстые и жесткие часто в той или иной степени краснели. В дальнейшем стали краснеть и ранее пожелтевшие листья нижних и средних ярусов. Краснели и ранее посветлевшие (до светло-зеленоватой окраски) листья. Краснение усиливалось после выпадения дождей или увлажнения листьев в опытах.

В октябре на окольцованных стеблях многих побегов краснение листьев завершилось. Жесткие листья всех ярусов над окольцованными участками были темно-красными. В результате градиенты окраски исчезали. Более тонкие и мягкие нижние листья краснели позже и слабее, даже если они находились выше окольцованного участка. Однако позже интенсивность их окраски обычно возрастала. Осенью отмечены нарушения градиентов окраски. Например, некоторые нижние и средние листья были еще зелеными (но позже краснели), а остальные стали красными.

В 1999 г. на стареющих растениях было окольцовано несколько ветвей. Кольцевание в июле не всегда вызывало краснение листьев. На этих растениях в это время многие листья краснели и без кольцевания стеблей и нередко сильнее. Вероятно, кольцевание в жаркую сухую погоду тормозило краснение листьев, ускоряя их обезвоживание и старение. При более позднем кольцевании стеблей во второй половине июля и в начале августа у многих годичных побегов все листья или нижние и часть средних покраснели; у других побегов все или часть листьев посветлели (нередко до светло-зеленой окраски) или пожелтели. Светлевшие и желтевшие листья обычно были тоньше и мягче красневших. У неполностью окольцованных и неокольцованных побегов на стареющих растениях листья старели и высыхали медленнее и часто краснели сильнее.

Усиление краснения листьев по мере роста и старения растений, очевидно, обусловлено не только их ксероморфностью, но и ростом фотосинтеза и накопления фотоассимилятов в условиях блокады их оттока по мере старения проводящих тканей. Кольцевание стеблей вызывает краснение многих или всех листьев. Естественным аналогом кольцевания, видимо, является старение флоэмы.

Взаимное влияние листьев разных ярусов. Взаимное влияние листьев разных ярусов на их рост и старение определяется двумя основными факторами: 1) импортом пластических веществ в молодые растущие листья из более зрелых; 2) конкуренцией

листьев разных ярусов за воду и другие вещества, поступающие из корней. В течение нескольких лет проводились наблюдения над побегами свидины, кизильника и боярышника, у которых с помощью хирургических воздействий прерывалась или ослаблялась связь между листьями разных ярусов.

В ряде опытов надламывали стебли в разные сроки: в конце июля, в августе и в сентябре, когда все листья изучаемых побегов были еще зелеными. Надломы ускоряли старение и засыхание листьев. При сильных надломах листья засыхали, сохраняя зеленую окраску, или становились зелено-коричневыми. При более слабых надломах листья сохли медленнее и приобретали красную или красно-коричневую окраску, а иногда желтели, но верхние, часто менее зрелые, нередко засыхали зелеными. Листья, расположенные ниже надломов, долго сохраняли зеленую окраску; они старели и отмирали в сроки, близкие к листьям тех же ярусов на ненадломанных побегах. В начале октября у нескольких шестилистных и восьмилистных побегов с надломами между листьями первого и второго яруса листья под надломом стали светло-зелеными или светло-желто-зеленоватыми, а выше надлома были зелеными или начинали краснеть. На аналогичных ненадломленных побегах нижние листья также нередко приобретали такую же окраску. Следовательно, устранение возможного влияния средних и верхних листьев на нижние не повлияло на их старение. В других опытах в разные сроки удаляли (прищипывали) верхние участки годичных побегов. В ряде опытов обрезали на 3/4 или 5/6 пластинки верхних и средних листьев, не повреждая стебля. Опыты были начаты в середине июля, когда листья, особенно верхние, были мелкими и незрелыми, и повторялись в разные сроки летом и в начале осени. Старение оставленных на стеблях листьев не замедлялось по сравнению с листьями на неповрежденных побегах.

У годичных побегов в разные сроки (в июле, августе или сентябре) удаляли листья, находившиеся на разных фазах роста и созревания, за исключением листьев верхних ярусов, которые в это время обычно были еще довольно мелкими. В дальнейшем эти листья часто сильно вырастали (в длину более чем в два раза, а по площади в несколько раз), утолщались, становились жесткими и сильно краснели, несмотря на отсутствие других листьев. Очевидно, их развитие было в значительной мере автономным благодаря фотосинтезу. Автономность верхних листьев объясняет причину их слабого влияния на старение других листьев.

В середине октября у десятилистного побега (у которого в конце июля были удалены 8 листьев) верхние листья стали красными. У восьмилистного побега (с удаленными 6 листьями) верхние листья стали темно-красными. Следовательно, удаление листьев годичных побегов не препятствовало росту и дифференцировке верхних листьев и образованию антоциана. Однако у ряда побегов после удаления нижних и средних листьев апикальные листья не росли, но жили долго и нередко краснели. У поврежденных побегов верхние листья обычно остаются мелкими.

При оценке влияния листьев нижних и средних ярусов побегов на рост, созревание и старение верхних, очевидно, представляют интерес данные об одноярусных, однолистных и двулистных побегах. Они сильно варьируют по длине стеблей, размерам, толщине и жесткости листьев, по уровню дифференцировки тканей, по скорости старения и по изменениям окраски. Очевидно, эти изменения в размерах и окраске листьев могут быть связаны с нарастанием водного дефицита от базальных участков ветвей и годичных побегов к апикальным участкам.

Полученные данные, казалось бы, противоречат литературным о трофических связях листьев разных ярусов годичных побегов. При оценке таких данных следует учитывать возраст растений, ветвление, длительность жизни, длительность жизни листьев и экологические условия в период их старения. По данным автора, сроки и скорость старения листьев свидины не зависят и от развития генеративных органов. Листья вегетативных и генеративных побегов с цветками и зрелыми плодами, а также с засыхающими соцветиями и соплодиями стареют и отмирают одновременно. Вместе с тем длительность их жизни зависит от возраста и структуры растений и экологических условий.

Заключение

Краснению листьев свидины способствует жаркая сухая погода, чередующаяся с более влажными прохладными периодами. Длительная жара и засуха тормозят их краснение (образование антоциана). Действие жары и засухи связано не только с депрессией фотосинтеза, но и с торможением созревания листьев и ускорением их старения. При раннем старении потенциально краснеющие листья нередко светлеют и желтеют.

По мере роста и ветвления пневой поросли свидины листья приобретают более ксероморфную структуру и в этом случае краснеют более интенсивно. По мере старения растений рост и дифференцировка листьев ослабевают, они снова становятся более мезоморфными, нередко неполностью созревают и в ряде случаев приобретают ювенильную форму.

При отделении годичных побегов от стареющих растений и частичном погружении в воду образуются корни и длительность жизни листьев нередко возрастает на несколько месяцев. Следовательно, длительность жизни этих листьев в основном ограничена не их структурными и функциональными особенностями, а целостно-организменными факторами.

На годичных побегах возникают градиенты окраски листьев по ярусам. Одной из причин градиентов является разная степень оттока фотоассимилятов. При блокаде оттока кольцеванием листья всех ярусов интенсивно краснеют и градиенты, как правило, исчезают. Реакция листьев на кольцевание зависит от их зрелости и старения. При раннем кольцевании стеблей, когда листья еще незрелые, они не краснеют, а светлеют и желтеют, особенно в жаркую сухую погоду, ускоряющую их старение и высыхание. При позднем кольцевании в условиях повышенной влажности кольцевание ускоряет и усиливает краснение листьев.

Для изучения взаимосвязей старения листьев разных ярусов годичных побегов свидины были поставлены опыты, в которых ослаблялось или устранялось влияние листьев друг на друга. При удалении в разные сроки летом и осенью листьев верхних или верхних и средних ярусов без срезки или при срезке верхней части стеблей листья нижних ярусов светлели, желтели или краснели в то же время, что и нижние листья неповрежденных побегов. Аналогичные результаты получены при надломах стеблей годичных побегов. Следовательно, у свидины в изученных условиях отсутствовало влияние листьев верхних и средних ярусов на старение нижних. В противоположном варианте опыта удаляли нижние и средние листья побегов, оставляя верхние. Апикальные листья, находившиеся на разных фазах роста и созревания обычно сильно вырастали, утолщались, становились более или менее жесткими и краснели. Удаление остальных листьев не приостанавливало их роста, созревания и образования антоциана.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гамалей Ю. В. Флоэма листа. Развитие структуры и функций в связи с эволюцией цветковых растений. М., 1990. 144 с.

Гамалей Ю. В. Фотосинтез и экспорт фотосинтатов. Развитие транспортной системы и донорно-акцепторных отношений // Физиол. раст. 1998. Т. 45. № 4. С. 614—631.

Крамер П. Д., Козловский Т. Т. Физиология древесных растений. М., 1983. 462 с.

Куренкова С. В. Пигментная система культурных растений в условиях подзоны средней тайги европейского северо-востока. Екатеринбург, 1998. 113 с.

Левин Г. Г. Некоторые данные о факторах старения и изменения окраски листьев *Acer platanoides* (*Aceraceae*) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 10. С. 132—142.

Левин Г. Г. Влияние кольцевания стеблей *Swida alba* (*Cornaceae*) на старение и изменение окраски листьев в зависимости от их возраста, структуры и влажности // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 9. С. 65—74.

Maslova T. G., Popova I. A. Adaptive properties of the plant pigment systems // Photosynthetica. 1993. Vol. 29. N 2. P. 195—203.

Šesták E. Chlorophylls and carotenoids during leav ontogeny // Photosynthesis during leav development. Praha, 1985. P. 76—106.

SUMMARY

A hot dry weather alternating with wet cool period is the optimal for reddening the *Swida* leaves. An important role in appearance of gradients of the leaf colour play their moisture and withdrawal of photoassimilates. This is demonstrated by both observations in nature and experiments, in particular, banding the stems. With banding, immature leaves, especially in a hot dry weather, turn pale and yellow, mature ones, especially with increasing the moisture, turn red. Yellowing leaves quite often turn red after increase of the moisture in autumn. Experiments on annual shoots with broken stems or removed upper or lower leaves have shown, that no cross-impact of the leaves was observed under studied conditions on their maturing, ageing and colour changing.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.999

© Н. Н. Цвелёв

О РОДАХ *ELAEAGNUS* И *HIPPOPHAË* (*ELAEAGNACEAE*) В РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАНАХ

N.N. TZVELEV. ON THE GENERA *ELAEAGNUS* AND *HIPPOPHAË* (*ELAEAGNACEAE*) IN RUSSIA AND ADJACENT STATES

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 26.05.2002

Критически пересмотрена таксономия родов *Elaeagnus* L. и *Hippophaë* L. в пределах бывшего СССР и Монголии. На этой территории род *Elaeagnus* представлен 11 видами, включая культивируемые виды, из 3 секций, из которых одна — секц. *Commutatae* описана впервые. Дана новая комбинация в ранге вида — *E. igda* (Serv.) Tzvel. В роде *Hippophaë* для этой территории принято 4 вида: *H. rhamnoides* L., *H. caucasica* (Rousi) Tzvel., *H. mongolica* (Rousi) Tzvel., *H. turkestanica* (Rousi) Tzvel. Приводятся данные в отношении возможной эволюции этих родов.
Ключевые слова: *Elaeagnaceae, Elaeagnus, Hippophaë, Shepherdia*, таксономия, эволюция.

Сем. *Elaeagnaceae* (лоховые) изучалось нами в связи с обработкой его для 11 тома «Флоры Восточной Европы». Таксономия основных родов этого семейства: *Elaeagnus* (лох) и *Hippophaë* (облепиха) оказалась довольно сложной, вследствие чего появилась необходимость расширить проводимое исследование до границ бывшего СССР, а отчасти и за их пределы.

В семейство лоховых входят 3 вполне обособленных друг от друга рода: широко распространенный в Старом Свете, но заходящий и в Северную Америку род *Elaeagnus* (около 100 видов, из которых более 30 описано в последние десятилетия из Китая и Японии), североамериканский род *Shepherdia* Nutt. с 3 видами, из которых 2 — *S. canadensis* (L.) Nutt. и *S. argentea* (Pursh) Nutt. — изредка культивируются в парках и дендрариях Восточной Европы, и распространенный в умеренно-теплых и субтропических областях Евразии род *Hippophaë* с 10—13 видами.

Монограф семейства C. Servettaz (1911 : 13) предложила выделить роды с двудомными цветками (*Shepherdia* и *Hippophaë*) в отдельную трибу *Hippophaëae* Serv. На наш взгляд, этого делать не стоит, так как четырехмерные цветки *Shepherdia* более сходны с цветками лоха, а наличие 8 (а не 4) тычинок с мелкими пыльниками на довольно длинных нитях, как и всегда супротивные листья, хорошо отличают *Shepherdia* от двух других родов. Все 3 рода вряд ли выводимы друг из друга, хотя *Elaeagnus* с однодомными, но полигамными четырехмерными цветками и очередными листьями следует считать наиболее примитивным, а род *Hippophaë* с двудомными и двумерными анемофильными цветками и очень узкими листьями без заметных боковых жилок — наиболее продвинутым.

Несмотря на четкие различия, все роды лоховых, несомненно, близкородственны. Американский исследователь A. Nelson (1935) даже предложил объединить все 3 рода в 1 и дал новые комбинации в роде *Elaeagnus* для всех известных в то время видов *Shepherdia* и *Hippophaë*. Действительно, все виды этих родов — кустарники и небольшие деревья, имеющие сходное строение листьев, соцветий и цветков. Очень характерным признаком семейства является оригинальное строение трихом, часто

покрывающих почти все растение. Это или звездчатые волоски с многочисленными тонкими лучами, или похожие на чешуйки щитовидные (пельтатные) волоски с едва развитыми лучами, обычно придающие покрытым ими частям растения серебристую окраску. Звездчатые волоски, несомненно, являются первичными, и нередко на одних и тех же особях можно видеть переходы от них к щитовидным волоскам. Переход от звездчатых волосков к щитовидным, более плотно прилегающим к поверхности листьев и других частей растения, уменьшает испарение и, по-видимому, является приспособлением к возрастающей аридизации климата. Не случайно у ряда видов лоха листья на молодых вегетативных, особенно порослевых побегах, как и на появляющихся осенью боковых вегетативных побегах густо покрыты снизу звездчатыми волосками, а листья на цветущих и плодоносящих побегах покрыты щитовидными волосками.

Очень оригинально также строение цветков и плодов у родов этого семейства (Каден, Кондорская, 1967). Чашечковидный околоцветник обоеполых цветков лоха разделен на 2 части с перетяжкой между ними. В верхней, колокольчатой или трубчато-колокольчатой, части с 4 лопастями прикреплены пыльники на очень коротких нитях, а в нижней более или менее эллипсоидальной части помещается завязь, очень похожая на нижнюю, но не сросшаяся с трубкой околоцветника. Лишь во время формирования плода нижняя часть трубки околоцветника разрастается и становится мясистой, формируя плод — «ложную костянку». У анемофильных видов облепихи нектарники отсутствуют, а у шефердии и большинства видов лоха они имеются в виде железистых выступов в трубке околоцветника. У видов наиболее ксерофильной типовой секции лоха нектарники разрастаются в диск, плотно прикрывающий вход в нижнюю часть околоцветника с завязью и образующий в своей середине более или менее длинную трубку, охватывающую проходящий через диск стилодий. Таким образом, нектарный диск в этом случае является дополнительным приспособлением, предохраняющим завязь и развивающийся плод от высыхания.

Еще одной интересной особенностью семейства является наличие у всех его видов на корнях клубеньков с азотфиксирующими микроорганизмами, которыми у облепихи, а вероятно, и у других родов оказались актиномицеты (Gatner, Gardner, 1970), похожие на актиномицеты из клубеньков ольхи (*Alnus glutinosa* L.) и рода *Ceanothus* L. из семейства *Rhamnaceae*.

Род лох — *Elaeagnus* L. (lectotypus: *E. angustifolia* L.)

Этот род был разделен монографом семейства (Servettaz, 1909, 1911) на 2 секции, из которых одна — типовая (*Elaeagnus*) — имеет опадающие на зиму относительно тонкие листья, а другая — *Sempervirentes* Serv. — исключительно тропическая и субтропическая, имеет не опадающие на зиму обычно кожистые листья. Лектотипом второй секции мы предлагаем считать японский, но широко введенный в культуру *E. pungens* Thunb. Однако виды типовой секции в свою очередь делятся на 2 вполне обособленные группы по строению цветков: у одной из них, более примитивной и распространенной главным образом в Восточной Азии и отчасти в Северной Америке, нектарники — небольшие железистые выступы, расположены в трубке околоцветника, чередуясь с тычинками, а у другой, включающей тип рода и распространенной главным образом в аридных районах Азии, нектарники формируют железистый диск, прикрывающий вход в нижнюю часть околоцветника с завязью. О приспособительном значении этого диска уже говорилось выше. Отметим только, что в тычиночных цветках (у лоха цветки обычно полигамные: обоеполые и тычиночные на одних и тех же ветвях) диск также имеется, но развит слабее и через него проходит рудимент стилодия. Цветки видов секц. *Sempervirentes* также не имеют нектарного диска, и, на наш взгляд, виды первой группы, выделяемой нами в особую, третью секцию — *Commutatae* Tzvel., даже более близки к видам секц. *Sempervirentes*, чем к видам типовой секции в ее более узком понимании. Кроме типа этой секции —

североамериканского, но широко культивируемого в Европе вида *E. commutata*, к ней принадлежит еще несколько восточноазиатских видов: *E. multiflora* Thunb., *E. umbellata* Thunb., *E. davidii* Franch. и др., из которых первый иногда культивируется в парках Восточной Европы.

Таксономия типовой секции, представленной на территории бывшего СССР рядом видов очень близкого родства, особенно сложна и запутанна, что не раз служило основанием для объединения их в один полиморфный вид — *E. hortensis* Bieb. (Bieberstein, 1808; Servettaz, 1909, 1911) или *E. angustifolia* L. s. l. (Сосновский, 1912; Авдеев, 1979, и др.). Это в значительной степени обусловлено тем, что лохи этой секции являются древними плодовыми культурами Юго-Западной, Средней и Центральной Азии, и, как всегда в подобных случаях, очень трудно отличить возникшие в культуре, но дичающие виды от дикорастущих, но также иногда культивируемых местным населением. Кроме того, перенос человеком видов из одних районов в другие обычно ведет к гибридизации их с местными видами, что еще больше осложняет общую картину. Здесь стоит еще раз подчеркнуть, что у высших растений генетическая изоляция имеет место только у видов, имеющих общие ареалы (при ее отсутствии на этой территории уже существовал бы один гибридогенный вид), а виды, имеющие разобщенные ареалы, часто могут успешно скрещиваться независимо от степени родства между ними.

При окультуривании лохов, как и других плодовых деревьев и кустарников, отбор прежде всего шел на крупноплодность, однако одновременно происходило некоторое увеличение цветков и листьев, а также уменьшение количества колючек стеблевого происхождения вплоть до полного их исчезновения. Для нас остается неясной возможность «обратной эволюции» культивируемых видов при их одичании, хотя отношения между культивируемыми видами и их дикорастущими предками у лоха напоминают взаимоотношения между культивируемым овсом (*Avena sativa* L.) и овсюгом (*A. fatua* L.) или между культивируемой и дикой морковью (*Daucus sativus* (Hoffm.) Roehl. и *D. carota* L.). Вполне вероятно, что до окультурирования лохов человеком существовало лишь 2 обособленных друг от друга вида: более северный — *E. oxycarpa* и более южный — *E. spinosa*, возможно, сформировавшиеся на разных берегах Тетиса. Распространившимся к западу культигенным дериватом *E. oxycarpa* стал менее колючий *E. angustifolia* с более крупными плодами, который позднее мог дать еще более окультуренный вид *E. littoralis*, завезенный греками в Европу из Малой Азии. Культигенным дериватом *E. spinosa*, уже имевшим более сочные, чем у *E. oxycarpa*, плоды, был крупноплодный *E. igda*, который, распространяясь на запад, гибридизировал с *E. littoralis*, образовав широкую полосу переходных форм. Впрочем, не исключено, что и весь *E. littoralis* мог произойти от гибридизации *E. angustifolia* с *E. igda* или с *E. spinosa*.

Выше мы уже отмечали, что опушение из звездчатых волосков первично по отношению к опушению из щитовидных волосков. Отсюда несколько более мезофильные виды, имеющие опушение только из звездчатых волосков: близкий к *E. oxycarpa* восточнокавказский *E. caspica* и близкий к *E. spinosa* среднеазиатский *E. songarica* следовало бы считать более примитивными по сравнению с близкими видами. Однако в этом случае не исключена возможность «неотенического» происхождения этих видов (ведь молодые растения всех видов секции имеют на листьях только звездчатые волоски), что также может быть следствием некоторого окультуривания их человеком.

Листья дикорастущих видов лоха обычно закономерно становятся в верхней части особей более узкими, что, по-видимому, связано с приспособлением к засушливому климату. Однако у видов *E. spinosa* и *E. igda* они в среднем более широкие, чем у *E. oxycarpa* и *E. angustifolia*, особенно по отношению к длине черешков, достигающих у *E. igda* 15 и более мм дл.

Монограф отечественных видов рода Н. В. Козловская (1958), отмечая большую изменчивость вегетативных органов лоха, широко использовала для разграничения видов форму нектарного диска в цветках, длину его трубчатого выроста, охватываю-

щего стилодий, и наличие на его верхушке волосков. Однако на большом материале эти признаки оказались не менее изменчивы, чем листья, и возможности использования их в ключах крайне ограничены, на что совершенно правильно указывала еще В. И. Запрягаева (1964 : 567). Монографии Козловской в основном следовала и Р. М. Виноградова (1983), обработавшая этот род для «Определителя растений Средней Азии». Конечно, трудности, возникающие при составлении ключей для определения видов лоха, очень велики, но это никак не значит, что эти виды не существуют, а от перевода их в ранг подвидов трудности нисколько не уменьшаются и только названия таксонов становятся длиннее, что менее удобно для пользования.

Ниже приводится ключ для определения видов *Elaeagnus* на территории России и сопредельных государств, а также их краткий обзор с необходимыми комментариями.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ *ELAEAGNUS*

1. Листья, не опадающие на зиму, кожистые, широкоэллиптические или яйцевидные, с волнистыми краями, сверху почти голые, снизу серебристые от щитовидных волосков. Цветет в конце лета. Обычно колючий кустарник до 3 м выс. . . . . 1. *E. pungens.*
+ Листья, опадающие на зиму, не кожистые, с плоскими краями. Кустарники или небольшие деревья, цветущие в начале лета . . . . 2.
2. Околоцветник без нектарного диска, с нектарниками в виде железистых бугорков, чередующихся с тычинками. Молодые побеги буроватые от буроватых щитовидных волосков. Листья яйцевидные, продолговато-яйцевидные или широкоэллиптические, серебристые от щитовидных волосков. Колючки отсутствуют. . . . . 3.
+ У основания колокольчатой части околоцветника (у тычиночных цветков у основания околоцветника) имеется нектарный диск, охватывающий нижнюю часть стилодия. Молодые побеги беловатые от беловатых щитовидных или звездчатых волосков. Часто имеются колючки стеблевого происхождения. . . . . 4.
3. Цветки 13—20 мм дл. и 10—15 мм в диам., желтовато-белые, на цветоножках 6—15 мм дл., при плодах, удлиняющихся до 25 мм. Плоды сочные, эллипсоидальные, 10—15 мм дл., красноватые. Листья сверху обычно зеленые. . . . . 2. *E. multiflora.*
+ Цветки 8—12 мм дл. и 7—10 мм в диам., желтые, на не удлиняющихся при плодах цветоножках. Плоды суховатые, широкоэллипсоидальные до почти шаровидных, 8—11 мм дл., серебристые от щитовидных волосков. Листья сверху, как и снизу, серебристые от щитовидных волосков . . . . 3. *E. commutata.*
4. Листья на цветущих и плодоносящих ветвях, как и на вегетативных побегах, снизу покрытые мягким войлочком из звездчатых волосков, сверху с такими же, но рассеянными волосками. Плоды 6—10 мм дл. Колючки на всех ветвях многочисленные . . . . 5.
+ Листья на цветущих и плодоносящих ветвях снизу серебристые от щитовидных (похожих на чешуйки) волосков, сверху с такими же, но менее густыми волосками; листья вегетативных побегов обычно покрыты войлочком из звездчатых волосков . . . . 6.
5. Листья сверху зеленые, менее густо опушенные. Зрелые плоды широкоэллипсоидальные, 6—9 мм дл., желтоватые или буровато-желтые, б. м. покрытые щитовидными волосками. Растение Восточного Кавказа . . . . 6. *E. caspica.*
+ Листья сверху сероватые от более обильного опушения. Зрелые плоды почти шаровидные, 6—8 мм дл., темно-красные, обычно почти голые, более сочные. Растение Средней Азии . . . 10. *E. songorica.*
6. Плоды 15—25(30) мм дл. Цветки обычно более крупные (верхняя, колокольчатая часть околоцветника при обоеполых цветках 7—10 мм дл. и более 3 мм шир.), но более рыхло расположенные. Листья цветущих и плодоносящих ветвей в среднем более крупные и менее варьирующие по форме. Ветви с немногими колючками или без них. Культивируемые растения . . . . 7.
+ Плоды менее 15 мм дл. Цветки обычно менее крупные и более густо расположенные. Листья также в среднем менее крупные и менее широкие, обычно сильно варьирующие по форме в пределах одной ветви. Ветви с колючками. Дикорастущие или культивируемые растения . . . . 8.
7. Листовые пластинки на цветущих ветвях обычно 5—10 см дл., ланцетные или эллиптические, сверху обычно слабо волосистые и зеленые, на черешках 5—10 мм дл. Плоды чаще эллипсоидальные, зрелые желтоватые, оранжевые или буровато-желтые, редко красноватые. . . . . . . 8. *E. littoralis.*
+ Листовые пластинки на цветущих ветвях обычно 4—6 см дл., яйцевидные или широкоэллиптические, сверху сероватые от довольно густого опушения, на черешках 8—17 мм дл. Плоды чаще широкоэллипсоидальные, зрелые красные, более сочные . . . . 11. *E. igda.*
8. Плоды 8—14 мм дл., почти шаровидные, зрелые красные, более сочные, немного покрытые щитовидными волосками до голых. Листовые пластинки на цветущих ветвях обычно 3—5 см дл., от яйцевидных до ланцетных и узкоэллиптических, с обеих сторон серовато-серебристые. Колючки на ветвях многочисленные, разной величины. Растение Средней Азии . . . . 9. *E. spinosa.*
+ Плоды 5—15 мм дл., различной формы, зрелые желтоватые, оранжевые или буроватые, обычно б. м. серебристые от щитовидных волосков, менее сочные. Листовые пластинки на цветущих ветвях от ланцетных и узкоэллиптических до ланцетно-линейных . . . . 9.

9. Плоды обычно 10—15 мм дл., широкоэллипсоидальные. Листья на цветущих и плодоносящих ветвях узкоэллиптические или ланцетные, в среднем более крупные и более широкие, сверху часто зеленые, с рассеянными щитовидными волосками. Цветки обычно также менее крупные, но более рыхло расположенные. Широко распространенное, часто культивируемое растение . . . 7. *E. angustifolia.*
+ Плоды обычно 5—9 мм дл., от шаровидных до широкоэллипсоидальных. Листья на цветущих и плодоносящих ветвях обычно узколанцетные или узкоэллиптические до ланцетно-линейных, в среднем более мелкие и более узкие, сверху б. м. серебристые от щитовидных волосков. Цветки обычно менее крупные, но более тесно расположенные. Преимущественно дикорастущие растения Казахстана и близлежащих районов . . . . 10.
10. Зрелые плоды желтоватые или оранжевые, 6—9 мм дл., обычно широкоэллипсоидальные (в молодости эллипсоидальные, на обоих концах заостренные), редко почти шаровидные. Кустарник или деревце до 8 м выс. . . . . 4. *E. oxycarpa.*
+ Зрелые плоды буроватые, 5—8 мм дл., обычно почти шаровидные. Деревья до 20 м выс. . . . . 5. *E. iliensis.*

Секция 1. *Sempervirentes* Serv. 1911, Monogr. Eleagn.: 55. — Листья, не опадающие на зиму, обычно более или менее кожистые. Цветки без нектарного диска. — Лектотип (lectotypus) (Tzvelev, hoc loco): *E. pungens* Thunb.

1. *E. pungens* Thunb. 1784, Fl. Jap. 68; Шипч. 1958, Дер. и куст. СССР, 4 : 906.

Нередко культивируется в садах и парках Южного берега Крыма. Родина: Япония, откуда описан.

Секция 2. Commutatae Tzvel. sect. nov. — Folia decidua, non coriacea. Flores sine disco nectarifero. — Typus: *E. commutata* Bernh. ex Rydb. — Листья опадающие на зиму, не кожистые. Цветки без нектарного диска. — Тип: *E. commutata* Bernh. ex Rydb.

2. *E. multiflora* Thunb. 1784, Fl. Jap.: 66; Шипч. 1958, цит. соч.: 906, фиг. 136(3).

Изредка культивируется в садах и парках Восточной Европы и Кавказа на севере до С.-Петербурга и Москвы. Родина: Япония, откуда описан.

3. *E. commutata* Bernh. ex Rydb. 1918, Fl. Rocky Mount.: 582; Tutin, 1968, in Fl. Europ. 2 : 261. — *E. argentea* Pursh, 1814, Fl. Amer. Sept. 1 : 114, non Moench, 1794; Горшк. 1949, во Фл. СССР, 15 : 521; Шипч. 1958, цит. соч.: 904, фиг. 136(4).

Широко распространенный почти по всей лесной зоне Евразии культивируемый, но иногда дичающий вид. Родина: Северная Америка, описан с р. Миссури («on the banks of the Missouri»).

Секция 3. *Elaeagnus.* — Листья, опадающие на зиму, не кожистые. Цветки с хорошо развитым нектарным диском. — Тип: лектотип рода.

4. *E. oxycarpa* Schlecht. 1859, Linnaea, 30 : 344: Н. Козл. 1958, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 12 : 93; Р. Виногр. 1983, в Опред. раст. Средн. Азии, 7 : 145; Chang, 1983, in Fl. Reip. Pop. Sin. 52(2) : 42.

Распространен почти по всему Казахстану, откуда заходит на юго-восток Восточной Европы, в Северо-Восточное Предкавказье и в китайскую Джунгарию, а также в северные районы других государств Средней Азии. Из Западной Сибири достоверных образцов мы не видели. Растет в приречных тугаях, песчаных полупустынях, на солонцах, в дельте Волги на бэровских буграх, в культуре у дорог и арыков, в лесополосах. Описан из Восточного Казахстана; тип: «In locis subsalsis Songoriae ad fl. Lepsa et Ajagus, N 1939, leg. Karelin et Kiriloff a. 1841» — B, iso 3 — LE.

Этот вид не приводился для Восточной Европы и Кавказа, хотя он, по-видимому, нередок в песчаных полупустынях Астраханской обл., Калмыкии и Восточного Предкавказья, а в качестве культивируемого растения (главным образом в лесополосах) заходит даже в Ростовскую, Воронежскую (юго-восток), Саратовскую, Волгоградскую и Оренбургскую области России; похожие на этот вид образцы имеются также с р. Айдар в окр. Старобельска (MW). На песках Северного Прикаспия, возможно, преобладает разновидность **E. oxycarpa var. microcarpa (Serv.) Tzvel. comb. nov.** (=*E. hortensis* subsp. *songorica* var. *microcarpa* Serv. 1911, Monogr. Eleagn.: 89; lectotypus (Tzvelev, hoc loco): «Gub. Astrachan, desertum kirghisorum, in sabuletis Naryn, 1893, leg. Palezki» — G, iso LE) с более мелкими, почти шаровидными плодами 6—7 мм дл., похожими на плоды следующего вида, и более узкими,

обычно ланцетно-линейными верхними листьями. Возможно, она является самостоятельным, более западным по ареалу видом, но для решения этого вопроса необходим больший по объему гербарный материал с плодами. Вполне возможно, что *E. oxycarpa* был дикорастущим предком более «окультуренного» вида *E. angustifolia*.

5. *E. iliensis* (Musheg.) Musheg. 1966, Дер. и куст. Казахст. 2 : 219; Р. Виногр. 1983, цит. соч.: 146. — *E. angustifolia* var. *iliensis* Musheg. 1956, Тр. Бот. инст. АН Казахст. 3 : 40.

Распространен в бассейне р. Или, где растет в приречных тугаях и песчаных полупустынях, но иногда культивируется у дорог и арыков. Описан из долины р. Чарын — притока р. Или; тип: «Алма-Атинская обл., Илийский лесхоз, Чарынская дача, пойма р. Чарын, уроч. Сартогой, 16 X 1958, А. М. Мушегян» — LE.

Очень близок к предыдущему виду, с которым сближается через *E. oxycarpa* var. *microcarpa*, отличающуюся более узкими листьями и меньшими размерами особей.

6. *E. caspica* (Sosn.) Grossh. 1949, Опред. раст. Кавк. 187; Н. Козл. 1958, цит. соч. 95, рис. 3; Ан. Фед. 1962, в Гроссг. Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 224, p. p. — *E. angustifolia* var. *caspica* Sosn. 1912, в Кузн. и др., Мат. для фл. Кавк. (Fl. Cauc. Crit.) 3, 9 : 299; Горшк. 1949, цит. соч.: 523. — *E. hortensis* subsp. *angustifolia* var. *orientalis* (L.) Serv. 1911, l. c.: 71, 77, quoad pl. — *E. orientalis* auct. non L.: Вольф и Палибин, 1904, Опред. дер. и куст. Европ. Росс., Крыма и Кавказа: 247.

Распространен на востоке Кавказа, откуда, по-видимому, заходит в Северный Иран и в пограничные с Восточным Предкавказьем районы Восточной Европы (есть образцы с юго-востока Ростовской обл., из Калмыкии и окр. Волгограда: «Сталинград, Лапшин сад, берег, 8 VI 1950, Н. Несвитайлов» и «Городищенский р-н, окр. с. Котлупань, берег реки, 18 V 1982, колл. неизв.» — MW). Растет на песках и галечниках в речных долинах и близ морского побережья, у арыков. Описан из Дагестана; лектотип (Tzvelev, hoc loco): «Derbent, N 53, A. Becker» — LE.

Ан. А. Федоров (1962, цит. соч.) отличал этот вид от *E. angustifolia* серебристыми с обеих сторон, а не только снизу листьями, что не соответствует его первоописанию. Козловская (1958 : 96) также ошибочно отмечает, что его листья снизу «серебристочешуйчатые», хотя для этого вида характерны листья, на всех ветвях с обеих сторон густо покрытые звездчатыми волосками, вследствие чего некоторые авторы принимали его за *E. orientalis* L. Федоров (1962) указал в качестве «классического местонахождения» этого вида первый из цитированных Д. И. Сосновским при первоописании разновидности экземпляр из «окр. стан. Александро-Невской Терской области», отсутствующий в Гербарии Ботанического ин-та РАН (БИН, LE). Мы не уверены в принадлежности его к *E. caspica* (это могла быть вегетативная ветвь *E. angustifolia*) и потому предлагаем принять за лектотип этого вида цитированный выше экземпляр из Дербента, приведенный Сосновским при первоописании и имеющий его определение.

7. *E. angustifolia* L. 1753, Sp. Pl.: 121; Горшк. 1949, цит. соч.: 522; Шипч. 1958, цит. соч.: 902, фиг. 136(1); Н. Козл. 1958, цит. соч.: 103, рис. 7; Ан. Фед., 1962, цит. соч.: 222, p. max. p.; Tutin, 1968, in Fl. Europ. 2 : 261.; E. Murr. 1968, in Rech. fil., Fl. Iran. 55 : 3, p. p.; McKeon, 1981, Fl. Turk. 7 : 534, p. p.; Р. Виногр. 1983, цит. соч.: 145; Зуев, 1996, во Фл. Сиб. 10 : 104 — *E. orientalis* L. 1767, Mant. Pl.: 41. — *E. argentea* Moench, 1794, Meth. Pl.: 638, nom. illeg. — *E. tomentosa* Moench, 1794, l. c.: 638, nom. illeg. — *E. hortensis* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 112, p. max. p., nom. illeg. — *E. hortensis* subsp. *angustifolia* (L.) Schlecht. 1857, in DC. Prodr. 14 : 609.

Распространен в лесостепных и степных районах Восточной Европы и на Кавказе преимущественно в качестве культивируемого, но часто дичающего растения; в культуре встречается также на юге Западной Сибири, в Казахстане и Средней Азии, а за пределами района исследования — в Центральной и Южной Европе и в Малой Азии. Обычно растет в населенных пунктах, садах и парках, у дорог и арыков, в лесополосах, дико — в речных долинах, на каменистых склонах гор, песках. Описан

из Европы и Юго-Западной Азии («in Bohemia, Hispania, Syria, Cappadocia»), лектотип из Чехии.

Преимущественное распространение этого вида в культуре, довольно крупные плоды и слабо развитые колючки на ветвях позволяют предположить его происхождение в результате некоторого «окультуривания» дикорастущих видов, скорее всего *E. oxycarpa*. В Европу он был завезен греками через Малую Азию, на что указывал еще первый монограф рода D. F. Schlechtendal (1859). Козловская (1958 : 120) предполагает, что *E. angustifolia* мог возникнуть в результате культуры и частичного дичания потомков «*E. orientalis*» (в ее понимании — это *E. littoralis*). Однако на Кавказе и в Малой Азии этот вид очень обычен, что не исключает возможности его естественного происхождения.

Очень сложным оказался вопрос, что представляет собой описанный К. Линнеем «с Востока» («in Oriente») вид *E. orientalis* L. Для этого вида, виденного автором лишь в вегетативном состоянии, в первоописании указываются много более широкие, чем у *E. angustifolia*, листья, снизу «мягкие» от войлочка из звездчатых волосков, а не серебристые. Однако вегетативные побеги почти у всех видов секц. *Elaeagnus* имеют более широкие листья, покрытые звездчатыми волосками. Листья же на цветущих побегах «мягкие» снизу только у *E. caspica* и *E. songorica*. Линнеем была приведена еще под вопросом цитата из работы Турнефора, имеющая указание на более крупные плоды и явно относящаяся к *E. littoralis*, из-за чего некоторые авторы приняли название *E. orientalis* для этого последнего вида. Решению вопроса о *E. orientalis* очень помогла фотография типа этого вида из гербария Линнея (№ 160.2). Он представляет собой верхушку порослевого побега с крупными, яйцевидными, почти обрубленными у основания листовыми пластинками на очень коротких черешках. Листья таких побегов всегда имеют опушение из мелких звездчатых волосков, так что имеющийся образец полностью соответствует описанию Линнея. Порослевые побеги с такими листьями часто встречаются у гербарных образцов *E. angustifolia*, но отсутствуют у близких к нему видов. Так, у культивируемых *E. littoralis* и *E. igda* листовые пластинки на порослевых побегах у основания не обрубленные и на более длинных черешках, а у *E. spinosa* — всегда более мелкие. Таким образом, следует признать, что *E. orientalis* описан по порослевому побегу *E. angustifolia* и является синонимом этого вида.

8. *E. littoralis* (Serv.) N. Kozl. 1958, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 12 : 104. — *E. hortensis* Bieb. subsp. *littoralis* Serv. 1909, Beitr. Bot. Centralbl. 25, 2 : 40; id. 1911, Monogr. Elaeagn.: 80. — *E. angustifolia* f. *culta* Sosn. 1912, l. c.: 299.

Встречается только в культуре на Кавказе (преимущественно Южное Закавказье) и в Средней Азии (где редок и замещается *E. igda*), откуда, по-видимому, заходит на юг Восточной Европы (юг Украины, Крым, Ростовская обл.); кроме того, известен в Малой Азии, Иране и на Балканском п-ове. Описан из Греции; лектотип (lectotypus) (Tzvelev, hoc loco): «Ad Phaleram Atticae, V 1848, leg. Heldreich» — LE, iso — G.

Ареал этого вида трудно установить из-за незначительного материала по культивируемым видам в Гербарии БИН РАН. Хотя Козловская (1958) приводила его только для Греции, на наш взгляд, греческие экземпляры не отличаются от культивируемого на Кавказе и в Малой Азии крупноплодного вида, о чем писал еще Д. И. Сосновский (1912 : 299). Вероятно, в Грецию он был завезен из Малой Азии. Его можно считать результатом дальнейшего окультуривания *E. angustifolia*, о чем свидетельствуют более крупные, чем у *E. angustifolia*, цветки, плоды и листья, а также частое отсутствие колючек. Однако не менее вероятен и другой вариант происхождения *E. littoralis*, как результат гибридизации *E. angustifolia* с более древним культивируемым видом *E. igda*. За это свидетельствуют более широкие, чем у *E. angustifolia*, листья с более длинными черешками и нередко краснеющие плоды. На юге Средней Азии, а отчасти и в районе Нахичевани (вероятно, также в Иране и Турции) встречаются переходные между *E. littoralis* и *E. igda* образцы.

9. *E. spinosa* L. 1756, Cent. Pl. 2 : 9. — *E. moorcroftii* Wall. ex Schlecht. 1857, l. c.: 610; Н. Козл. 1958, цит. соч.: 97; Губанов, 1996, Консп. фл. Внешн. Монг.: 77. — *E. orientalis* f. *spontanea* Litv. 1905, Список раст. Герб. русск. фл. 5 : 85. — *E. orientalis* f. *sphaerocarpa* Litv. 1905, l. c.: 86. — *E. hortensis* subsp. *moorcroftii* (Wall. ex Schlecht.) Serv. 1909, l. c.: 45; id. 1911, l. c.: 90, p. p. — ?*E. hortensis* subsp. *songorica* var. *microphylla* Serv. 1911, l. c.: 86, 89. — *E. turcomanica* N. Kozl. 1954, Бот. мат. (Ленинград) 16 : 258; Н. Козл. 1958, цит. соч.: 101, рис. 6; Р. Виногр. 1983, цит. соч.: 145. — *E. orientalis* auct. non L.: Горшк. 1949, цит. соч.: 524, p. p.: G. Murr. 1968, l. c.: 3, p. p. — *E. angustifolia* auct. non L.: В. Запрягаева, 1964, Дикораст. плод. Таджикист. : 568, 578.

Широко распространен в Средней Азии (но в Казахстане лишь на крайнем юге), а за ее пределами — в Юго-Западной Монголии, южной Джунгарии, Кашгарии, Тибете, Пакистане, Афганистане, Иране и др. странах Юго-Западной Азии, а также в Египте. Растет в тугаях, на каменистых склонах гор, солонцах, в песчаных полупустынях, часто культивируется в садах, у дорог и арыков. Описан из Египта: «in Aegypto» (LINN).

E. spinosa L. обычно принимался за более колючую форму *E. angustifolia* и после Линнея никем не признавался как самостоятельный вид. В первоописании для этого вида приводятся эллиптические или продолговато-овальные листья, вдвое более короткие, но не более узкие, чем у *E. angustifolia*, более мелкие цветки и более обильные колючки. Имеется еще одно важное указание о листьях *E. spinosa*: они по форме и величине, как у *Vaccinium uliginosum* L. Уже по этим данным очевидно, что *E. spinosa* никак не может быть одной из форм *E. angustifolia,* и тем более какого-либо из культивируемых видов рода, так как у них листья более крупные и не похожие по форме на голубику, да и колючек у них немного. Мелкие яйцевидные листья, действительно очень похожие на листья голубики, имеются только на очень колючих вегетативных побегах *E. turcomanica* и *E. songorica*, но второй из этих видов имеет ограниченный ареал и вряд ли мог попасть в Египет. Какого-либо эндемичного для Египта вида не существует, так что наиболее вероятной является интродукция туда обычного в Юго-Западной Азии вида, описанного как *E. turcomanica*. В линнеевском гербарии (LINN) имеется образец *E. spinosa* под № 160.3, фото которого мы могли увидеть. Это небольшой цветущий побег с листьями значительно более узкими, чем у голубики, но со многими короткими колючками. Очевидно, Линней располагал также вегетативным побегом этого вида с «голубикоподобными» листьями, но он не сохранился.

Синонимом этого вида мы считаем и *E. moorcroftii*, описанный из Тибета («Ad Laddak, Moorcroft»). Коллектор этого образца Moorcroft отмечал, что сочные и сладкие плоды этого вида используются для получения содержащего спирт напитка. Поэтому некоторые авторы приняли за этот вид культивируемый крупноплодный вид, описанный ниже как *E. igda*, хотя в первоописании *E. moorcroftii* приводятся узколанцетные листья и мелкие цветки, которых не бывает у *E. igda*, но которые характерны для растущего дико в Кашгарии и Тибете *E. spinosa.* Козловская значительно позднее описала этот вид с р. Амударьи («Левый берег Амударьи, Дейнау, лесхоз, 10 IX 1951, N 123/124, Н. Козловская» — LE) под названием *E. turcomanica*.

10. *E. songorica* Schlecht. 1859, l. c.: 343; Н. Козл. 1958, цит. соч.: 99, рис. 5; Р. Виногр. 1983, цит. соч.: 145. — *E. hortensis* subsp. *songorica* (Schlecht.) Serv. 1911, l. c.: 69, 85, p. p. — *E. oxycarpa* var. *pubescens* N. Kozl. 1958, l. c.: 95, nom. invalid.

Эндемик Средней Азии, где встречается в бассейнах Зеравшана, Амударьи (окр. Нукуса) и Сырдарьи (окр. Кзыл-Орды), а также на р. Чирчик («Кишлак Байты-Курган, 27 IV 1914, А. Михайлов»); растет в тугаях, у дорог и арыков. Описан с р. Зеравшан (лектотип (Козловская, 1958): «Ad ripas lapidosas fluvii Sarafschan superiores orientem versus ab urbe Samarkand, Al. Lehman reliquiae bot. Bunge p. 489» — P.).

Легко отличается от других среднеазиатских видов всеми листьями, с обеих сторон покрытыми только звездчатыми волосками, и в этом отношении сходен с кавказским *E. caspica*, но зрелые плоды *E. songorica* мелкие, шаровидные и темно-красные, похожие на плоды *E. spinosa*, но менее крупные, а все растение очень колючее.

С таксономией этого вида не все просто. Schlechtendal (1857 : 609) описал сначала *E. hortensis* var. *songorica* Schlecht. («Ex Sibiria songarica orta...») со ссылкой на экземпляры лоха, полученные под этим названием от Bernhardi и Fischer с этикеткой «Songaria». Эти экземпляры позднее упоминаются Trautvetter (1867, Bull. Soc. Nat. Moscou, 40, 3 : 87), который приводит под этим названием более конкретные местонахождения: «Ad fl. Saryssu et Bileutu, 28 VII—14 VIII, Schrenk», образцы из которых принадлежат к *E. oxycarpa*. Позднее, описывая вид *E. songorica*, Schlechtendal (1859 : 343) не цитирует ранее описанную им разновидность, принадлежащую другому виду. Поэтому при названии *E. songorica* в скобках не следует приводить какого-либо автора (обычно приводится или «Bernh.», или «Schlecht.»). Находящегося, вероятно, в Париже л е к т о т и п а *E. songorica* мы не видели и потому не вполне уверены в соответствии названия *E. songorica* принимаемому за этот вид гербарному материалу.

Козловская (1958) указывала *E. songorica* только для Зеравшана, а очень похожие на него по опушению листьев образцы с Сырдарьи из окр. Кзыл-Орды отнесла к разновидности *E. oxycarpa* var. *pubescens* N. Kozl., оказавшейся недействительно опубликованной из-за отсутствия точного указания типа. К сожалению, все экземпляры этой разновидности собраны без плодов, из-за чего мы также не вполне уверены в их тождестве с зеравшанским *E. songorica*. У типичного *E. songorica* обычно имеются 1—4 звездчатых волоска на стилодии, а у довольно многочисленных образцов с Сырдарьи стилодии голые, как у *E. caspica*, что позволяет отнести последние к особой разновидности — **E. songorica var. kozlovskajae Tzvel. var. nov.** (=*E. oxycarpa* var. *pubescens* N. Kozl. 1958, l. c.: 95, nom. invalid. — Stylodia glabra. — Стилодии голые. — T y p u s: «Prov. Syrdarjja, inter Perovsk et loco Kara-Uzjak, 12 V 1914, I. Krascheninnikov» — LE). Не исключено, что в будущем при наличии зрелых плодов эта разновидность окажется более близкой к *E. caspica*, чем к *E. songorica*, и может быть признана за самостоятельный вид.

11. **E. igda (Serv.) Tzvel. comb. et stat. nov.** — *E. hortensis* subsp. *continentalis* Serv. var. *igda* Serv. 1911, Monogr. Eleagn.: 82. — *E. orientalis* f. *culta* Litv. 1905, l. c.: 77. — *E. orientalis* auct. non L.: В. Запрягаева, 1964, цит. соч.: 577, рис. 304.

Культивируется в Средней Азии (на север до Южного Казахстана) и в Закавказье (редко), а также в Кашгарии, кроме того, в Турции, Иране, Афганистане, Пакистане и в других государствах Юго-Западной Азии. Описан из Туркмении, Таджикистана, Ирана и Афганистана; l e c t o t y p u s (Tzvelev, hoc. loco): «Sulukli (Saratovka) ad fines Persicae, N 644, Sintenis» — P.

«Игда» — турецкое название этого культигенного вида, несомненно, происходящего от дикорастущего *E. spinosa*, от которого он отличается более крупными цветками, плодами и листьями, а также менее колючими ветвями. От более западного крупноплодного культивируемого вида *E. littoralis* отличается яйцевидными или широколанцетными листьями на более длинных черешках и немного менее крупными, обычно красными плодами и, по-видимому, связан с ним переходами гибридного происхождения. Прежде принимался или за *E. orientalis*, или за *E. moorcroftii*. Наиболее северное местонахождение по гербарному материалу БИН РАН (LE): «Сырдарьинская обл., окр. Аулие-Ата, в саду, 12 V 1916, Д. С. Коржинский».

Род облепиха — *Hippophaë* L. (t y p u s: *H. rhamnoides* L.)

В относительно недавнее время опубликовано очень полное монографическое исследование этого рода (Rousi, 1971), которое существенно облегчило нашу работу. Автор монографии основательно изучил в природе, культуре и по гербарному

материалу морфологические признаки внутриродовых таксонов в связи с их географическим распространением и, основываясь на этих данных, предложил принять в его пределах 3 вида: *H. salicifolia* D. Don, *H. tibetana* Schlecht. и *H. rhamnoides* L. с 9 подвидами: subsp. *rhamnoides*, subsp. *fluviatilis* van Soest, subsp. *carpatica* Rousi, subsp. *caucasica* Rousi, subsp. *turkestanica* Rousi, subsp. *mongolica* Rousi, subsp. *gyantsensis* Rousi, subsp. *sinensis* Rousi, subsp. *yunnanensis* Rousi. Данные по хромосомным числам (у всех таксонов 2n = 24), как и специально проведенное исследование пыльцы (Sorsa, 1971), не добавили ничего нового к результатам морфолого-географического исследования. В более поздней работе Hyvonen (1996) по кладистической «филогении» рода 2 последних подвида Rousi переведены в подвиды к *H. salicifolia*, что вряд ли оправдано, а к подвидам *H. rhamnoides* без достаточных оснований добавлен вновь описанный из Китая и вполне оригинальный (с удлиненными плодами и согнутыми семенами) вид *H. neurocarpa* Liu et He. В обработке рода для «Флоры Китая» (Chang, 1983) приведены 4 вида: *H. tibetana, H. salicifolia, H. neurocarpa* и *H. rhamnoides* с широко распространенным в Китае подвидом subsp. *sinensis*, который, на наш взгляд, несомненно, заслуживает видового ранга — **H. sinensis (Rousi) Tzvel. comb. et stat. nov.** (=*H. rhamnoides* subsp. *sinensis* Rousi, 1971, Ann. Bot. Fenn. 8, 3 : 212, fig. 22), так как, подобно американскому роду *Shepherdia*, имеет почти все листья супротивные (у других видов рода, кроме *H. tibetana*, они всегда очередные). О других китайских или заходящих в Китай подвидах Rousi в этой работе даже не упоминается. Лишь позднее был принят (и в ранге вида!) тибетский *H. gyantsensis* (Rousi) Lian (1988, Acta Phytotax. Sin. 26, 3 : 235), который был вместе с *H. neurocarpa* и *H. tibetana* даже выделен в особую секц. *Gyantsensis* Lian на основании срастающейся с эндокарпом оболочки семян. Ранга особого вида, на наш взгляд, заслуживает и китайский **H. yunnanensis (Rousi) Tzvel. comb. et stat. nov.** (=*H. rhamnoides* subsp. *yunnanensis* Rousi, 1971, Ann. Bot. Fenn. 8, 3 : 213, fig. 23), имеющий мелкие, но сильно сплюснутые семена.

Из подвидов Rousi 5 встречаются в России и сопредельных странах и, на наш взгляд, также заслуживают видового ранга, за исключением subsp. *carpatica*, о чем будет сказано ниже. Еще один европейский подвид — subsp. *fluviatilis*, распространенный главным образом в Альпах, хорошо отличается от северного литорального subsp. *rhamnoides*, но очень близок к subsp. *carpatica* и subsp. *caucasica*, вследствие чего мы не беремся на основании имеющегося в нашем распоряжении незначительного материала судить о его таксономическом ранге. В связи с работой Rousi стоит коснуться еще отечественной работы В. И. Авдеева (1983), который считает использованные Rousi признаки количественными и результатом клинальной изменчивости, с чем мы не можем согласиться. В пределах рода он предлагает различать лишь один вид с 2 подвидами: subsp. *rhamnoides* с брахибластами без почек замещения, включая в него подвиды *rhamnoides, fluviatilis, carpatica* и *mongolica* Rousi, и subsp. *salicifolia* (D. Don) Serv., имеющий брахибласты с почками замещения и зимующие почки с большим количеством чешуй, к которому Авдеев относит остальные таксоны рода.

Формирование рода облепиха и его первичная дифференциация на виды, вероятно, были связаны с побережьями Тетиса. Наименее продвинутыми видами можно считать гималайский *H. salicifolia* и затем относительно более мезофильные *H. rhamnoides* s. str. и *H. mongolica*. Остальные виды, и особенно *H. turkestanica*, являются результатом некоторой ксерофилизации в условиях нарастающей континентализации климата, а отчасти (*H. tibetana*) и криофилизации.

Ниже приводим ключ для определения 4 видов облепихи, встречающихся в России и на сопредельных территориях, и их краткий обзор с необходимыми комментариями.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ *HIPPOPHAË*

1. Листья на цветущих побегах обычно линейные, 20—45 мм дл. и 2—5 мм шир., с обеих сторон почти одинаково окрашенные, серовато-серебристые. Колючки очень многочисленные, часто разветвленные. Молодые веточки с блестящим беловатым эпидермисом. Плоды от почти шаровидных до широкоэл-

липсоидальных, от желтых до красноватых, обычно 5—7 мм дл.; цветоножки обычно 3—4 мм дл. Семена обычно 2.5—4 мм дл., яйцевидные, но немного сплюснутые . . . . 4. *H. turkestanica.*

\+ Листья в среднем более длинные и более широкие, с верхней стороны тускло-зеленые, а снизу беловато-серебристые. Колючки менее многочисленные, неразветвленные. Молодые веточки обычно без блестящего беловатого эпидермиса. Семена обычно более крупные, 3.5—5.5 мм дл. . . . . 2.

2\. Листья снизу и молодые побеги серебристые, но с буроватым оттенком от примеси буроватых щитовидных волосков; их пластинки часто ланцетно-линейные или эллиптически-линейные, немного расширенные к основанию и лишь отчасти линейные, обычно 40—80 мм дл. и 6—10 мм шир. Ветви довольно толстые, часто извилистые и узловатые. Плоды 6—9(10) мм дл. и 5—7 мм шир., широкоэллипсоидальные или короткоцилиндрические. Семена эллиптические, 3.8—5.5 мм дл., довольно сильно сплюснутые . . . . 1. *H. rhamnoides.*

\+ Листья снизу и молодые побеги серебристые, без или почти без буроватых чешуевидных волосков; пластинки их преимущественно линейные или расширяющиеся в верхней половине, обычно 35—55 мм дл. и 4—7 мм шир. Ветви прямые и не узловатые. Плоды часто почти шаровидные. Семена узкояйцевидные или короткоцилиндрические, менее сплюснутые . . . . 3.

3\. Листья обычно немного расширяющиеся выше середины, на верхушке тупые. Плоды обычно красноватые, на цветоножках 2—4 мм дл. Семена эллипсоидальные, заметно сплюснутые . . . . 3. *H. mongolica.*

\+ Листья обычно линейные, на верхушке островатые. Плоды чаще оранжевые или желтые, на цветоножках 1—3 мм дл. Семена от коротко цилиндрических до яйцевидных, почти не сплюснутые . . . . 2. *H. caucasica.*

1\. *H. rhamnoides* L. 1753, l. c.: 1023; Горшк. 1949, цит. соч.: 516, p. p.; Шипч. 1958, цит. соч.: 897, фиг. 136(6), p. p.; Tutin, 1968, l. c.: 261, p. p. — *H. rhamnoides* subsp. *rhamnoides* Rousi, 1971, Ann. Bot. Fenn. 8, 3 : 202, fig. 15.

На песчаных и галечниковых морских побережьях в Литве и Калининградской обл.; в культуре преимущественно на северо-западе Восточной Европы, но доходит на востоке и юге до Урала и Северной Украины; на западе по побережьям морей идет до Северной Франции, а в Норвегии и Финляндии заходит за полярный круг. Описан из Европы («in Europae maritimis arenosis»); lectotypus (Rousi, 1971 : 201, fig. 14): «Hortus acad. Upsal., J. F. Sacklen» — S.

Нельзя не согласиться с Rousi в том, что этот таксон и морфологически, и географически хорошо обособлен от других таксонов рода.

2\. **H. caucasica (Rousi) Tzvel. comb. et stat. nov.** — *H. rhamnoides* subsp. *caucasica* Rousi, 1971, Ann. Bot. Fenn. 8, 3 : 206, fig. 18. — *H. rhamnoides* subsp. *carpatica* Rousi, 1971, l. c.: 205, fig. 17. — *H. rhamnoides* auct. non L.: Горшк. 1949, цит. соч.: 516, p. p.; Tutin, 1968, l. c.: 261, p. p.

Широко распространен на Кавказе, в Турции и в Северном Иране, а также спорадически встречается в восточных районах Средней Европы на западе до Восточных Альп и заходит на Украину в дельте Дуная; в культуре обычен в более южных районах Восточной Европы, но иногда и в более северных (нами найден в окр. г. Оредеж Ленинградской обл., известен из Белоруссии и Тульской обл.). Растет на приморских и приречных песках и галечниках, каменистых склонах гор. Описан из Закавказья; тип: «Ахалцихский р-н, окр. сел. Адиггон (дорога от Ахалцихе на Батуми), 16 VIII 1926, N 117, В. Мефферт» — S, iso LE.

Rousi (1971) выделяет европейские популяции этого вида в особый подвид — subsp. *carpatica* с типом из Молдавии («Fl. Roman. Exs. N 2948, Moldavia, distr. Bacau, ad rivum Bistriza, prope pag. Girleni, alt. ca. 250 m s. m., 21 VIII 1949, E. Ghisa» — CL, iso LE), замещающийся западнее — в Альпах, Апеннинах и Пиренеях третьим близким подвидом — subsp. *fluviatilis* van Soest (1952, Mitt. Flor.-Soz. Arbeitsgem. N. F., 3 : 88) с типом из Швейцарии («Helvetia, in valle Rhenana pr. Zizers, 27 VIII 1932, van Soest» — L). По имеющемуся у нас материалу трудно судить о степени обособленности последнего подвида, отличающегося мелкими яйцевидными семенами и в среднем более узкими листьями. Вероятно, он все же заслуживает выделения в особый вид, хотя Rousi (1971 : 204) отмечает нечеткость восточной границы ареала между этим подвидом и subsp. *carpatica*. Просмотренный нами большой материал по subsp. *caucasica* показал значительный полиморфизм этого подвида по величине и форме плодов и семян. Так, семена некоторых популяций с Зангезурского хребта мелкие и яйцевидные, почти как у subsp. *fluviatilis*, а у аджарских и дагестанских популяций — удлиненные и довольно крупные, но едва

сплюснутые. Нередки экземпляры, по семенам не отличающиеся от типа subsp. *carpatica* (например, из Ставропольского края). Rousi (1971 : 200—201) отличает в ключе subsp. *caucasica* от subsp. *carpatica* и subsp. *fluviatilis* наличием буроватых щитовидных волосков на нижней поверхности листьев, однако в этом отношении нам не удалось найти каких-либо отличий, и присутствие относительно большого количества таких волосков на листьях и молодых побегах оказалось характерным только для *H. rhamnoides* s. str. Изотип subsp. *carpatica* имеет в среднем несколько более короткие цветоножки, чем многие кавказские экземпляры, но у других экземпляров подвида из дельты Дуная данное отличие не выражено, а у кавказских экземпляров этот признак, как и форма плодов от широкоэллипсоидальной до шаровидной, сильно варьирует. По-видимому, subsp. *carpatica* можно принять за особый подвид или микровид только в том случае, если кавказские экземпляры разделить еще на несколько подвидов или микровидов, что трудно осуществить из-за относительно небольшого количества гербарных образцов со зрелыми плодами. Поэтому мы пока предпочитаем объединять subsp. *caucasica* и subsp. *carpatica* в один вид, к которому, возможно, в качестве подвида может быть присоединен и среднеевропейский subsp. *fluviatilis*.

3. **H. mongolica (Rousi) Tzvel. comb. et stat. nov.** — *H. rhamnoides* subsp. *mongolica* Rousi, 1971, Ann. Bot. Fenn. 8, 3 : 210, fig. 21. — *H. rhamnoides* auct. non L.: Зуев, 1996, во Фл. Сиб. 10 : 103; Губан. 1996, Консп. фл. Внешн. Монг.: 77.

Обычен на юге Сибири (преимущественно Алтай и Восточный Саян) и в Монголии, а кроме того, заходит в Северо-Западный Китай и в Казахстан, откуда в Гербарии БИН РАН (LE) имеется лишь один образец, собранный близ подножия хр. Саур: «Зайсанский у., долина р. Кендырлик в 0.5 версты ниже сел. Кендырлик, 6 VIII 1907, N 561, В. и А. Резниченко»; в культуре в этих же районах. Дико растет по песчаным и галечниковым берегам водоемов, на каменистых склонах гор, в ущельях. Описан из Монголии, тип: «Mongolia, Bjakoffs factori vid Kemtschik floden, 12 IX 1885, N 859, Ehnberg, Hammarstrom» — TUR (Rousi, 1971 : 210).

Этот вид внешне очень похож на наиболее удаленный от него по ареалу вид *H. rhamnoides*, так как тоже имеет относительно крупные и широкие листья, которые, однако, часто заметно расширяются кверху, а не книзу, как у *H. rhamnoides*. Эти виды сходны и по довольно крупным (6—9 мм дл.) плодам, которые, однако, у subsp. *mongolica* обычно краснеют и приближаются по форме к шаровидным, и также довольно крупным (обычно 4—5 мм дл.), сильно сплюснутым семенам. Но листья *H. mongolica* покрыты снизу только беловатыми щитовидными волосками. С южного склона Китайского Алтая имеется оригинальный образец *H. mongolica* с крупными красными плодами и почти цилиндрическими, не сплюснутыми семенами, как у некоторых образцов *H. caucasica*. Считаем полезным описать по нему особую разновидность: **H. mongolica var. ladyginii Tzvel. var. nov.** — A varietate typica fructibus majoribus rubris et seminibus subcylindricis 4—5 mm lg. differt. — От типовой разновидности отличается более крупными красными плодами и почти цилиндрическими семенами 4—5 мм дл. — Typus: «Declivitas australis Altaj sinensis, valle fl. Bulugun non procul a ostio fl. Bain-gol, 3 IX 1899, Ladygin» — LE.

4. **H. turkestanica (Rousi) Tzvel. comb. et stat. nov.** — *H. rhamnoides* subsp. *turkestanica* Rousi, 1971, Ann. Bot. Fenn. 8, 3 : 208, fig. 19. — *H. rhamnoides* subsp. *pamiroalaica* Avdeev, 1981, Изв. АН Тадж. ССР, отд. биол. 1(82) : 102. — *H. rhamnoides* auct. non L.: Горшк. 1949, цит. соч. 15 : 516, p. p.; Р. Виногр. 1983, цит. соч.: 143.

Широко распространен в восточной половине Средней Азии, Джунгарии, Кашгарии, Афганистане и Северном Пакистане, заходит на Российский Алтай и в Юго-Западную Монголию. Растет в речных долинах, в горных ущельях, по берегам водоемов, на песках, в культуре у дорог и арыков, в садах. Описан из Юго-Восточного Казахстана, тип: «Растения Семиречья, Талды-Курганский у., окр. Талды-Кургана, у арыков, 9 VIII 1928, N 1370, Н. Шипчинский» — S, iso LE (Rousi, 1971 : 208).

Хорошо обособленный и довольно постоянный по морфологическим признакам вид, который уже по внешнему облику легко отличается от других видов по более мелким и узким сероватым листьям, с верхней стороны лишь немного менее покрытыми щитовидными волосками, чем снизу. Кроме того, имеет особенно многочисленные, часто разветвленные колючки, мелкие, но на относительно длинных ножках плоды и мелкие яйцевидные семена. По-видимому, наиболее ксерофильный вид рода.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 00-15-97818, «Ведущие научные школы»).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Авдеев В. И. Полиморфизм и аллометрический рост листьев видов облепихи и лоха // Раст. ресурсы. 1979. Т. 15. № 1. С. 29—36.

Авдеев В. И. Новая таксономия рода облепиха — *Hippophaë* // Изв. АН Тадж. ССР. Отд. биол. наук. 1983. № 4(93). С. 11—17.

Виноградова Р. М. Elaeagnaceae // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1983. Т. 7. С. 143—146.

Запрягаева В. И. Дикорастущие плодовые Таджикистана. М.; Л., 1964. 695 с.

Каден Н. Н., Кондорская В. Р. Морфология цветка и плода лоховых // Морфология растений. М., 1967. С. 102—118.

Козловская Н. В. Обзор видов рода *Elaeagnus* L., встречающихся на территории СССР // Тр. Бот. инст. АН СССР. 1958. Вып. 12. Сер. 1. С. 84—131.

Сосновский Д. И. Elaeagnaceae // Н. И. Кузнецов, Н. А. Буш, А. В. Фомин. Материалы для флоры Кавказа. Юрьев, 1912. Ч. 3. Вып. 9. С. 283—302.

Федоров Ан. А. Elaeagnaceae // А. А. Гроссгейм. Флора Кавказа. Изд. 2. М.; Л., 1962. Т. 6. С. 222—225.

Bieberstein (Marschall) F. A. Flora taurico-caucasica. Charkoviae, 1808. T. 1. 429 p.

Chang Che-yung. Elaeagnaceae // Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Pekini, 1983. T. 52(2). P. 1—66.

Gatner E. M., Gardner I. C. Observations on the fine structure of the root nodule endophyte of *Hippophaë rhamnoides* L. // Arch. Mikrobiol. 1970. Vol. 70. P. 183—196.

Hyvonen J. On phylogeny of *Hippophaë* (*Elaeagnaceae*) // Nordic J. Bot. 1996. Vol. 16. N 1. P. 51—62.

Nelson A. Rocky mountain herbarium studies. III. The *Elaeagnaceae* — a mono-generic family // Amer. J. Bot. 1935. Vol. 22. N 7. P. 681—683.

Rousi A. The genus *Hippophaë* L. A taxonomic study // Ann. Bot. Fenn. 1971. Vol. 8. N 3. P. 177—227.

Schlechtendal D. F. Elaeagnaceae // Candolle A. P., de Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1857. Vol. 14. P. 606—615.

Schlechtendal D. F. Elaeagnacearum in Candollei Prodromo (vol. XIV) expositarum adumbratis // Linnaea. 1859. Vol. 30. S. 304—386.

Servettaz C. Monographie des Elaeagnaceés // Beih. Bot. Centralbl. 1909. T. 25. S. 1—420.

Servettaz C. Monographie des Elaeagnaceés. Thonon, 1911. 231 p.

Sorsa P. Pollen morphological study of the genus *Hippophaë* L., including the new taxa recognized by A. Rousi // Acta Bot. Fenn. 1971. Vol. 8. N 3. P. 228—236.

SUMMARY

11 native and cultivated species of 3 sections of the genus *Elaeagnus* L. are recorded in Russia and adjacent states (within the former USSR and Mongolia): *E. pungens* of the section *Sempervirentes*, *E. multiflora* and *E. commutata* of the section *Commutatae* Tzvel. sect. nova, *E. oxycarpa, E. iliensis, E. caspica, E. angustifolia, E. littoralis, E. spinosa, E. songarica* and *E. igda* (Serv.) Tzvel. comb. nova of the type section *Elaeagnus*. On the basis on the work by A. Rousi (1971) the materials of the genus *Hippophaë* of the Herbarium of V. L. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences (LE) are studied. 4 closely related species of the genus are recorded in the same territory: *H. rhamnoides, H. caucasica* (Rousi) Tzvel. comb. nova, *H. mongolica* (Rousi) Tzvel. comb. nova and *H. turkestanica* (Rousi) Tzvel. comb. nova.

УДК 582.893 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 11

© Т. В. Егорова, В. М. Виноградова

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ОБЗОР РОДОВ *CAUCALIS* И *ORLAYA* (*APIACEAE*) ФЛОРЫ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

T. V. EGOROVA, V. M. VINOGRADOVA. TAXONOMIC REVIEW OF THE GENERA *CAUCALIS* AND *ORLAYA* (*APIACEAE*) IN THE FLORA OF THE EASTERN EUROPE

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: egorova@herb.bin.ras.spb.ru
Поступила 11.06.2002

Показана правомерность выделения рода *Orlaya* из рода *Caucalis* и дана их сравнительно-морфологическая характеристика. Впервые приведены детальные данные о различиях между ними по морфолого-анатомическим признакам мерикарпиев, самым существенным из которых является форма эндосперма. Аргументируется принадлежность изученных родов к разным трибам *Apiaceae*. Рассмотрены вопросы номенклатуры видов *Caucalis* и *Orlaya*. Обосновывается правильность типификации рода *Caucalis* видом *C. platycarpos*, а не *C. daucoides* (=*Orlaya daucoides*). Приводится синонимика, сведения о типах, экологии, географическом распространении видов *Orlaya* и *Caucalis*, произрастающих в Восточной Европе.
Ключевые слова: *Caucalis, Orlaya, Apiaceae*, номенклатура, типификация, мерикарпий, распространение, Восточная Европа.

В литературе имеются разногласия в отношении таксономических границ рода *Caucalis* L. и соответственно признания самостоятельности выделенного из него рода *Orlaya* Hoffm. Очень сложной, противоречивой и запутанной является номенклатура видов этих родов. Существует проблема типификации рода *Caucalis*. В настоящей статье сделана попытка решить эти вопросы.

Род *Caucalis* описал C. Linnaeus в 1753 г. в работе «Species plantarum» в составе 6 видов: *C. grandiflora, C. daucoides, C. mauritanica, C. platycarpos, C. orientalis* и *C. leptophylla*. Позднее *C. grandiflora* был выделен в род *Orlaya* Hoffm. (Hoffmann, 1814), *C. leptophylla* был перенесен в род *Torilis* Adans. (Reichenbach, 1867), а *C. orientalis* — в род *Astrodaucus* Drude (Drude, 1898).

В 1767 г. Linnaeus в «Systema naturae» привел только 4 вида *Caucalis*: *C. grandiflora, C. daucoides, C. mauritanica* и *C. platycarpos*. Однако в этой работе в протолог *C. daucoides* он включил протолог *C. platycarpos* L. 1753 г., а в протолог *C. platycarpos* — протолог *C. daucoides* L. 1753 г., что привело к образованию двух более поздних омонимов — *C. daucoides* L. 1767, non *C. daucoides* L. 1753 и *C. platycarpos* L. 1767, non *C. platycarpos* L. 1753. Эта перестановка протологов, на которую, по-видимому, впервые обратил внимание V. Heywood (1960), явилась причиной того, что название *C. daucoides* стали нередко применять к растению, описанному Линнеем в 1753 г. как *C. platycarpos*, а название *C. platycarpos* — к виду, обнародованному им в 1753 г. как *C. daucoides*.

G. Hoffmann (1814), справедливо выделивший *C. grandiflora* L. в род *Orlaya*, поскольку этот вид отличается от *C. platycarpos* L., *C. orientalis* L. и *C. leptophylla* L. наличием общей обертки, состоящей из ланцетных, широкопленчатых листочков, увеличенными наружными лепестками краевых цветков в зонтичке и сплюснутыми со спинки плодами, оставил близкий к *C. grandiflora* вид — *C. daucoides* L. 1753, в роде *Caucalis*. Но вскоре после описания рода *Orlaya* в него был включен и вид, соответствующий *C. daucoides* L. 1753 г. Это сделал W. Koch (1824), предложив комбинацию *O. platycarpos* (L.) W. D. J. Koch, основанную на *C. platycarpos* L. 1767 г., т. е. на виде, который соответствует, как было отмечено выше, *C. daucoides* L. 1753 г. Названная комбинация принята Б. К. Шишкиным (1950а, б) во «Флоре СССР».

Однако, как установил Heywood (1960), комбинация, обнародованная W. Koch, является незаконной, поскольку незаконен как более поздний омоним ее базионим — *C. platycarpos* L. 1767 г., non *C. platycarpos* L. 1753 г. Поэтому для растения, к

которому было применено название *O. platycarpos* (L.) W. D. J. Koch, надлежало дать другое название. Этим названием должна была бы быть новая комбинация в роде *Orlaya*, основанная на *Caucalis daucoides* L. 1753 г. Но Heywood полагал, что последнее название является или синонимом *C. grandiflora*, или nomen dubium, поскольку оно в течение долгого времени применялось к двум разным видам — к *C. daucoides* L. 1753 г. (т. е. к растению из рода *Orlaya*) и к *C. platycarpos* L. 1753 г. = = *C. daucoides* L. 1767 г. (т. е. к растению из рода *Caucalis*). Основываясь на этом, Heywood (1960 : 13) высказал мнение, что название *C. daucoides* L. 1753 г. должно быть отвергнуто как nomen ambiguum, и предложил для растения, обозначавшегося прежде как *O. platycarpos* (L.) W. D. J. Koch, новое название — *O. kochii* Heywood. Это название он употребил в обработке рода *Orlaya* во «Flora Europaea» (Heywood, 1968).

W. Greuter (Greuter, Rechinger, 1967) не принял названия *O. kochii* Heywood. Соглашаясь с V. Heywood, что название *C. daucoides* L. 1753 г. является nomen confusum, поскольку *C. daucoides* L. 1767 г. вытеснило использование этого же названия в таком значении, которое было придано ему Линнеем в 1753 г.; Greuter, на наш взгляд, совершенно справедливо решил, что название *C. daucoides*, будучи перенесенным в род *Orlaya*, не будет вызывать путаницы. В полном соответствии с правилами ботанической номенклатуры Greuter (Greuter, Rechinger, 1967) сделал комбинацию *Orlaya daucoides* (L.) Greuter. Эта комбинация как основанная на приоритетном видовом названии *Caucalis daucoides* L. 1753 г. должна использоваться вместо излишнего в номенклатурном отношении (nomen superfluum) названия *Orlaya kochii* Heywood.

Heywood (1960) и Greuter и Rechinger (1967) указывали на отсутствие типового материала по *Caucalis daucoides* L. в гербарии Линнея (LINN). Первый автор отметил, что описание Линнея не позволяет точно идентифицировать *C. daucoides*, тогда как два других автора осуществили идентификацию этого вида посредством анализа работы Magnol, на которую имеется ссылка в протологе. Greuter и Rechinger убедительно показали, что растение Magnol из Монпелье, которое было получено Линнеем от Sauvages (в протологе *C. daucoides* указано: «Habitat Monspelii D. Sauvages»), в точности соответствует растению, описанному как *C. daucoides*.

Идентификация *C. daucoides* дала возможность Greuter (Greuter, Rechinger, 1967 : 93) выбрать неотип этого вида. В качестве неотипа (он процитирован нами ниже, при таксономическом обзоре рассматриваемых родов) был обозначен один из эксикатных образцов, благодаря чему изонеотипы имеются в Гербариях многих стран, в том числе и в LE. Заметим, что почти одновременно с работой Greuter и Rechinger (1967), но немного позднее появилась статья R. Fernandes (1967), где как лектотип *C. daucoides* указан экземпляр из гербария Линнея (microfiche 118-1), хранящийся в Стокгольме (S). На этом экземпляре (его фотография приведена в упомянутой статье) имеется неразборчивое слово, которое только с натяжкой может быть прочитано как «Sauvages». Поэтому нет уверенности, что данный экземпляр можно рассматривать как часть первоначального материала, который был в распоряжении C. Linnaeus при описании им *C. daucoides*. Но не вызывает сомнения принадлежность этого растения к роду *Orlaya*, поскольку оно имеет крупные листочки обертки.

Таким образом, и неотип, и лектотип *C. daucoides* относятся к одному и тому же роду, т. е. *Orlaya*. Не исключено, однако, что они принадлежат к разным видам. Заметим, что на образце, обозначенном R. Fernandes как лектотип *C. daucoides*, имеется теста этого автора: *C. grandiflora* L. На наш взгляд, нельзя признать удачным выбор лектотипа, при котором одно линнеевское видовое название — *C. daucoides* становится синонимом другого — *C. grandiflora*. Поэтому в настоящей статье нами принята типификация *C. daucoides*, осуществленная Greuter посредством обозначения неотипа.

Существует также проблема в отношении названия растения с вальковатыми плодами, немного сплюснутыми с боков, которое в настоящее время чаще обозначают как *C. platycarpos*. Для этого растения широко использовалось название *C. daucoi-*

des L. 1767 г., что явилось следствием, как уже отмечалось выше, перестановки Линнеем (Linnaeus, 1767) в «Systema naturae» протологов видов *C. daucoides* и *C. platycarpos*, описанных в «Species plantarum» в 1753 г. Однако в 1918 г. L. Grande установил, что название *C. daucoides* L. 1767 г. является более поздним омонимом названия *C. daucoides* L. 1753 г. и поэтому должно быть отвергнуто. Для обозначения растения, о котором идет речь, Grande предложил комбинацию *Caucalis lappula* (Weber) Grande (=*Daucus lappula* Weber), которая оказалась незаконной (Heywood, 1960 : 11, 12) как основанная на незаконном базиониме *Daucus lappula* Weber (Weber, 1780). Последнее название является излишним в номенклатурном отношении и вследствие этого незаконным, так как при его обнародовании в синонимы к нему было поставлено название *C. daucoides* L.

Комбинация *C. lappula* (Weber) Grande была принята Б. К. Шишкиным (1950а) во «Флоре СССР» и Ю. Л. Меницким (1991) в обработке зонтичных, предназначенной для создаваемой в настоящее время сводки «Конспект флоры Кавказа».

Резюмируя все приведенные здесь номенклатурные комментарии, мы считаем, подобно ряду авторов (Greuter, Rechinger, 1967; Cullen, 1972a, b; Meikle, 1977; Peev, 1987), что правильными названиями встречающихся в Евразии видов *Caucalis* и *Orlaya*, являются *Caucalis platycarpos* L., *Orlaya daucoides* (L.) Greuter и *O. grandiflora* (L.) Hoffm.

Род *Orlaya* Hoffm., выделенный, как было упомянуто выше, из рода *Caucalis* L., с давних времен признается многими авторами. Он включен и в книгу R. Brummitt (1992) «Vascular plant families and genera». Однако Меницким (1991 : 1752—1753) было высказано мнение о том, что название *Orlaya* является излишним в номенклатурном отношении и должно быть синонимизировано с названием *Caucalis*. Меницкий ошибочно полагал, что *C. daucoides* L. 1753 г. и *C. platycarpos* L. 1753 г., оставшиеся в роде *Caucalis* L. после выделения из него ряда родов (см. выше), в том числе и рода *Orlaya* с видом *O. grandiflora*, являются синонимами, и кроме того, они имеют по протологу бесспорные признаки рода *Orlaya* — наличие плоского плода («platycarpos») и листочков обертки и оберточки. Отсюда вывод Меницкого о том, что *Orlaya* полностью укладывается в рамки *Caucalis* и поэтому «номенклатурные соображения требуют ликвидации рода *Orlaya*» (Меницкий, 1991 : 1752).

Меницкий считал также (1991 : 1752), что «вид, соответствующий современному пониманию рода *Caucalis* s. str., имеющий вальковатый плод и соцветие без оберток и оберточек», был описан Линнеем в 1767 г. в «Systema naturae» под названием *C. daucoides*, являющимся более поздним омонимом *C. daucoides* L. 1753 г., и вследствие этого он должен носить другое название. В работе Меницкого данный вид приведен под названием *Caucalis lappula* (Weber) Grande, неправомерность которого была прокомментирована нами выше. Меницкий полагал, кроме того, что таксономическое родство *C. lappula* — вида с вальковатым плодом — с другими видами *Caucalis* (т. е. плоскоплодными) позволяет избежать описания для него нового рода. Из этого следует, что названный автор не видел оснований относить виды *Caucalis* s. l. с плоскими и вальковатыми плодами к разным родам. В противоположность ему мы считаем, что *Orlaya* нельзя синонимизировать с *Caucalis* по номенклатурным причинам, поскольку *C. daucoides* L. 1753 г. и *C. platycarpos* L. 1753 г. не являются синонимами. Первый из них имеет сильно сплюснутые со спинки плоды — признак рода *Orlaya*, второй, несмотря на эпитет «platycarpos» («плоскоплодный»),[1] — вальковатые плоды, немного сплюснутые с боков — признак рода *Caucalis*. Поэтому *C. platycarpos* не может быть причислен к роду *Orlaya*, и, следовательно, объем рода *Orlaya* не совпадает с таковым рода *Caucalis*. Отсюда вытекает правомерность рода *Orlaya* в номенклатурном отношении.

Таксономическая самостоятельность рода *Orlaya* обусловлена существенными морфологическими отличиями от рода *Caucalis*. Виды *Orlaya* обычно отличаются от

---

[1] Возможно, как *Caucalis platycarpos* были описаны растения с незрелыми и вследствие этого плосковатыми плодами.

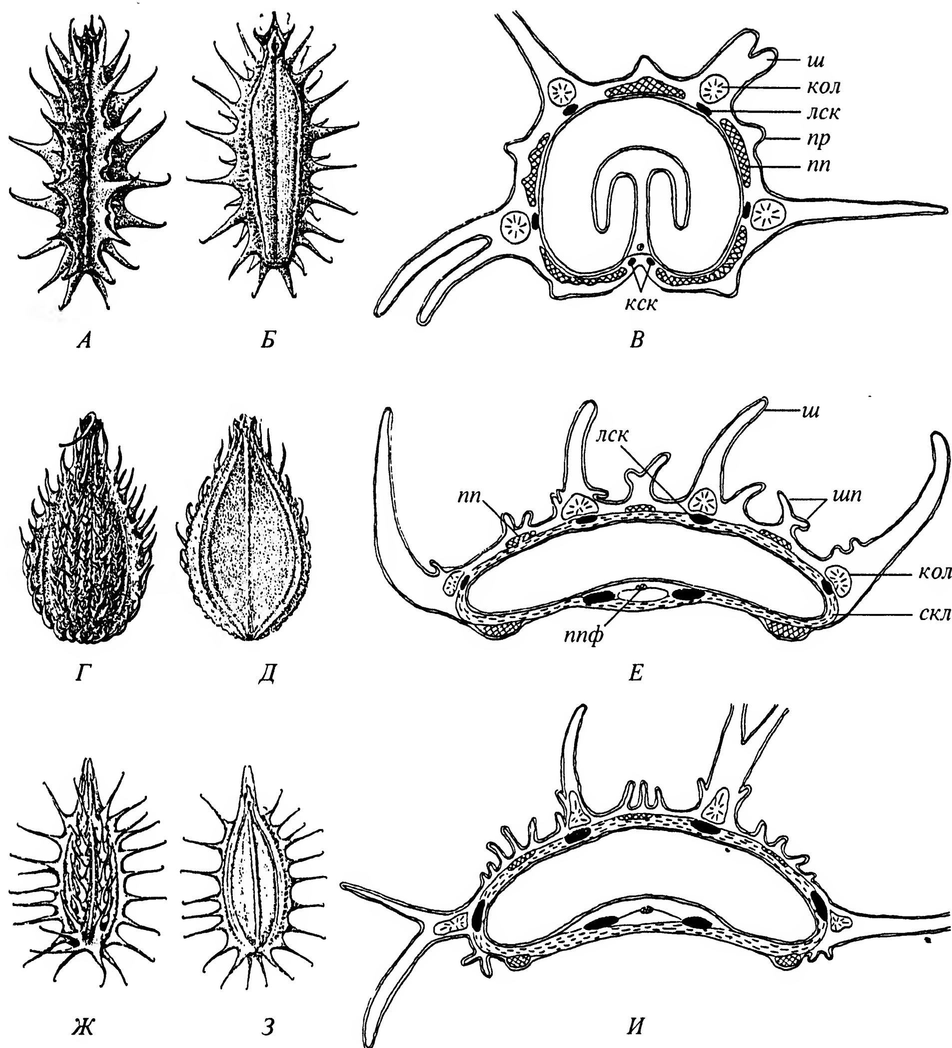


Рис. 1. Плоды видов *Caucalis* и *Orlaya* и схемы анатомического строения их мерикарпиев на поперечных срезах.

Caucalis platycarpos (*А*, *Б*, *В*), *Orlaya grandiflora* (*Г*, *Д*, *Е*), *O. daucoides* (*Ж*, *З*, *И*). *А*, *Г*, *Ж* — мерикарпии со стороны спинки; *Б*, *Д*, *З* — мерикарпии со стороны комиссуры; *В*, *Е*, *И* — поперечные срезы мерикарпиев. Рисунки *А*, *Б*, *Г*, *Д*, *Ж*, *З* заимствованы из кандидатской диссертации В. Н. Тихомирова. Поперечные срезы мерикарпиев сделаны с гербарных образцов: *В* — (Крым, гора Ай-Петри, 5 VIII 1968, Ю. Меницкий), *Е* — (Крым, г. Старый Крым, 28 (15) VI 1907, И. Ванков), *И* — (Крым, г. Ялта, заповедник «Мыс Мартьян», 11 VII 1974, В. Виноградова). *пр* — первичные ребра, *ш* — шипы, *шп* — шипики, *пп* — проводящий пучок, *ппф* — проводящий пучок фуникулюса, *лск* — ложбиночный секреторный каналец, *кск* — комиссуральные секреторные канальцы, *скл* — склеренхима, *кол* — колленхима.

Caucalis крупными листочками обертки и оберточек, в числе 2—10, широколанцетными, по краю широкопленчатыми, при плодах остающимися, наружными лепестками краевых цветков в зонтичке значительно более длинными, чем внутренние, и сильно сплюснутыми со спинки мерикарпиями. У рода *Caucalis* листочки обертки и оберточек мелкие, в числе 2—3(5), узколинейные, по краю узкопленчатые и реснитчатые; листочков обертки часто 1—2, при плодах иногда опадающих, лепестки краевых цветков слегка увеличенные; мерикарпии немного сплюснутые с боков.

Нами было установлено, что *Caucalis* и *Orlaya* обнаруживают также различия по морфолого-анатомическим признакам мерикарпиев. Изучение поперечных срезов

Сравнительные признаки родов *Caucalis* и *Orlaya*

Признаки	*Caucalis*	*Orlaya*
Листочки обертки и оберточек	В числе 2—3 (5), узколинейные, остроконечные, реснитчатые по краю. Обертки при плодах часто опадающие	В числе 2—10, широколанцетные, по краю широкопленчатые, иногда слабо реснитчатые. Обертки при плодах остающиеся
Зубцы чашечки	Треугольные	Шиловидные
Стилодии	Равные подстолбию	Длиннее подстолбия
Наружные лепестки у краевых цветков в зонтичке	Слегка увеличенные	В 5—10 раз длиннее остальных
Первичные ребра мерикарпиев	Выступающие, с 1—2 рядами простых шипиков	Не выступающие, с 2—5 рядами простых или ветвящихся шипиков
Мерикарпии	Немного сплюснутые с боков	Сильно сплюснутые со спинки
Мезокарпий	Без склеренхимной ткани	С кольцом склеренхимной ткани
Эндосперм на поперечном срезе	Подковообразный, с глубокой бороздкой со стороны комиссуры и загнутыми внутрь краями	Удлиненно-бобовидный, слегка вогнутый со стороны комиссуры

мерикарпиев *Caucalis platycarpos, Orlaya grandiflora* и *O. daucoides* (рис. 1) показало, что у видов *Caucalis* первичные ребра мерикарпиев выступающие, с 1—2 рядами простых шипиков, мезокарпий без склеренхимной ткани, в то время как у видов *Orlaya* первичные ребра мерикарпиев не выступающие, с 3—5 рядами простых или ветвящихся шипиков, мезокарпий с кольцом склеренхимной ткани. Но самое важное различие между *Caucalis* и *Orlaya* — это разная форма эндосперма со стороны комиссуры. Эндосперм у рода *Caucalis* подковообразный, с глубокой бороздкой со стороны комиссуры и загнутыми внутрь краями. Плоды зонтичных с таким эндоспермом получили название согнутосемянных, или кампилоспермных (Koch, 1824). Эндосперм у рода *Orlaya*[2] удлиненно-бобовидный, со стороны комиссуры почти плоский. Подобные плоды зонтичных принято называть плоскосемянными или платиспермными (Александров, Климочкина, 1947). Форма эндосперма имеет большое значение в систематике зонтичных и обычно характеризует целые роды, подтрибы и трибы.

W. Koch (1824), а также H. Reichenbach (1867) придавали большое значение форме эндосперма в плодах зонтичных. Каждая триба подсем. *Apioideae* характеризуется этими авторами определенной формой эндосперма. Роды *Orlaya* и *Caucalis* помещены ими в разные трибы: первый — в трибу *Dauceae* W. D. J. Koch, второй — в трибу *Caucalideae* Spreng. Б. К. Шишкиным (1950а, б) оба рода отнесены к трибе *Scandiceae* Spreng., а М. Г. Пименовым (Pimenov, Leonov, 1993) — к трибе *Caucalideae* Spreng., куда им включен и рода *Daucus* Drude.

Данные молекулярно-систематических исследований представителей зонтичных из трибы *Scandiceae* Spreng. (Downie et al., 2000; Lee et al., 2001) показали, что род *Orlaya* близок к представителям подтрибы *Daucinae* Dumort., а род *Caucalis* — к представителям подтрибы *Torilinae* Dumort. На наш взгляд, рассматриваемые роды следует помещать в разные трибы подсем. *Apioideae*: *Caucalis* — в трибу *Scandiceae* Spreng., а *Orlaya* — в трибу *Dauceae* W. D. J. Koch, так как эти трибы различаются по форме эндосперма.

---

[2] В наших тезисах (Виноградова, Егорова, 2002) допущена опечатка: эндосперм рода *Orlaya* ошибочно назван кампилотропным.

Сравнительные признаки родов *Caucalis* и *Orlaya* приведены в таблице.

Виды родов *Caucalis* и *Orlaya* произрастают в Центральной, Юго-Восточной и Восточной (южные районы) Европе, в Средиземноморье, Малой Азии, на Кавказе и в Иране в горных лесах, на известняковых склонах гор, вдоль дорог, на пустырях и залежах, в посевах, на железнодорожных насыпях. Плоды этих видов имеют шипы, вследствие чего легко разносятся человеком и животными.

Ниже приводится таксономический обзор родов *Orlaya* и *Caucalis* во флоре Восточной Европы с указанием основных синонимов, типа, сведений об экологии и географическом распространении. Мы не даем ключа для определения рассматриваемых родов, поскольку их отличительные признаки отражены в таблице.

Род *Caucalis*, имеющий такие специализированные, на наш взгляд, признаки, как кампилоспермные плоды и слабо развитые, часто опадающие листочки обертки, мы считаем более эволюционно продвинутым по сравнению с родом *Orlaya* и поэтому вопреки установившейся традиции помещаем его в настоящем обзоре после рода *Orlaya*.

1. *Orlaya* Hoffm. 1814, Gen. Umbell. 1 : 58.

Typus: *O. grandiflora* (L.) Hoffm.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Лучи зонтика, листочки обертки и оберточек в числе 5—10. Стилодии 2.5—4 мм дл., вниз отогнутые. Наружные лепестки краевых цветков в зонтичке в 8—10 раз длиннее остальных. Шипики на первичных ребрах мерикарпиев в числе 1—2 . . . . 1. *O. grandiflora*.
+ Лучи зонтика, листочки обертки и оберточек в числе 2—3(5). Стилодии 1.5—2 мм дл., вверх торчащие. Наружные лепестки краевых цветков в зонтичке в 4—5 раз длиннее остальных. Шипики на первичных ребрах мерикарпиев в числе 3—5 . . . . 2. *O. daucoides*.

1. *O. grandiflora* (L.) Hoffm. 1814, Gen. Umbell. 1 : 58; Шишк. 1950, во Фл. СССР, 16 : 182; Heywood, 1968, in Fl. Europ. 2 : 373; Cullen, 1972, in Davis, Fl. Turk. 4 : 530; Котов, 1987, в Опред. высш. раст. Укр.: 230. — *Caucalis grandiflora* L. 1753, Sp. Pl.: 240; Меницк. 1991, Бот. журн. 76, 12 : 1753.

Описан из Южн. Европы («Habitat in Europa australiori inter segetes»); lectotypus (Fernandes, 1967 : 401): Specimen VII (2) 54 (in Horto Sicco Burseri) (UPS).

В разреженных лесах среди кустарников, на известняковых склонах, на полях, вдоль дорог. — Украина (Закарпатская обл. и Крым). — Общ. распр.: Кавказ (Зап. Закавказье), Средн. Азия (Узбекистан: юго-вост. — Мирзачуль и ж.-д. ст. Голодная степь, заносное); Центр. и Южн. Европа, Средиз., Малоаз. (рис. 2).

2. *O. daucoides* (L.) Greuter, 1967, Boissiera, 13 : 92; Cullen, 1972, in Davis, Fl. Turk. 4 : 530; Meikle, 1977, Fl. Cypr. 1 : 707; Котов, 1987, в Опред. высш. раст. Укр.: 230, p. p.; Rech. f. 1987, Fl. Iran. 162 : 119. — *Caucalis daucoides* L. 1753, Sp. Pl.: 241. — *C. platycarpos* L. 1767, Syst. Nat., ed. 12, 2 : 205, non L. 1753. — *Orlaya platycarpos* (L.) W. D. J. Koch, 1824, Nova Acta Acad. Leop.-Carol. 12 : 79; Шишк. 1950, во Фл. СССР, 16 : 183. — *O. kochii* Heywood, 1960, Agron. Lusit. 22 : 13; id. 1968, Fl. Europ. 2 : 373. — *Caucalis platycarpos* auct. non L. 1753: Меницк. 1991, Бот. журн. 76, 12 : 1753.

Описан из Южн. Франции (Монпелье) («Habitat Monspelii D. Sauvages»). Neotypus (Greuter, in Greuter, Rechinger, 1967 : 93): Франция, «Flora Galliae et Germaniae exiccata. Moissons des terrains argileux pres d'Agen (Lot-et Garonne), 1853, N 1209, C. de Pommaret» (G, isoneotypi LE et Herb. mult.).

В горных лесах, на известняковых склонах, на полях и сорных местах, вдоль дорог. — Украина (Крым: Южн. берег; полуострова Тарханкутский и Керченский). — Общ. распр.: Кавказ, Средиз., Малоаз., Иран (сев.) (рис. 2).

На Тарханкутском п-ове вид указан по данным М. И. Котова (1987).

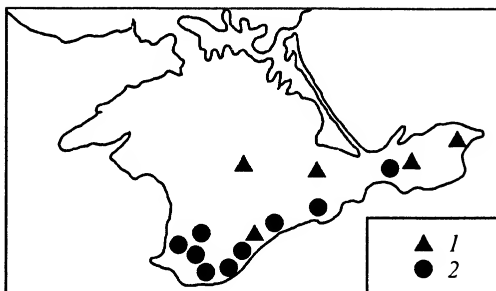


Рис. 2. Распространение видов рода *Orlaya* в Крыму.
1 — O. grandiflora, 2 — O. daucoides.

2. *Caucalis* L. 1753, Sp. Pl.: 240; id. 1754, Gen. Pl. ed. 5 : 112.

Lectotypus (Егорова, Виноградова, hic designatus): *Caucalis platycarpos* L., typus cons. propos.

В сводке «Index nominum genericorum (plantarum)» (Farr et al., 1979) в качестве типа рода *Caucalis* L. указан *C. daucoides* L., со ссылкой на A. Hitchcock и M. Green (1929). Однако этот вид принадлежит к роду *Orlaya*, и его принятым в настоящее время названием является *O. daucoides* (L.) Greuter. Возможно, Hitchcock и Green, как и многие другие авторы, употребляли название *Caucalis daucoides* в том значении, какое было придано ему C. Linnaeus в 1767 г. в работе «Systema naturae» (см. комментарии, приведенные выше). Из сказанного следует, что *Caucalis* нельзя типифицировать видом *C. daucoides*, так как в противном случае родовое название *Caucalis* пришлось бы применить к видам, относимым сейчас к роду *Orlaya*, а для *Caucalis platycarpos* — описать новый род, что противоречит принципу номенклатурной стабильности. Поэтому типом рода *Caucalis* следует считать *C. platycarpos* L. В связи с этим возникает необходимость представить в «Международный комитет по номенклатуре семенных растений» предложение о консервации *Caucalis* L. с новым, консервируемым типом. Но поскольку в случае принятия этого предложения оно вступит в силу только после следующего XVII Международного ботанического конгресса в 2005 г., мы сочли целесообразным обозначить новый лектотип рода *Caucalis* в настоящей статье с пометкой «typus cons. propos».

1. *C. platycarpos* L. 1753, Sp. Pl.: 241; Heywood, 1968, in Fl. Europ. 2 : 372; Cullen, 1972, in Davis, Fl. Turk. 4 : 526; Meikle, 1977, Fl. Cypr. 1 : 704; Гейдеман, 1986, Опред. высш. раст. Молд. ССР: 394; Котов, 1987, в Опред. высш. раст. Укр.: 230; Peev, 1987, in Rech. f. Fl. Iran. 162 : 116; Цвел., 2000, Опред. сосуд. раст. Сев.-Зап. Росс.: 510. — *C. daucoides* L. 1767, Syst. Nat., ed. 12, 2 : 205, non L. 1753. — *Daucus lappula* Weber, 1780, in Wiggers, Prim. Fl. Holsat.: 23, nom. illeg. — *Caucalis bischoffii* K.-Pol., 1915, Bull. Soc. Nat. Moscou, 29 : 153; Шишк., 1950, во Фл. СССР, 16 : 173; Котов, 1987, цит. соч.: 230. — *C. lappula* (Weber) Grande, 1918, Boll. Orto Bot. Napoli, 5 : 194, comb. illeg.; Шишк., 1950, цит. соч.: 172; Котов, 1955, во Фл. УРСР, 7 : 502; Кондратюк и др., 1985, Консп. фл. юго-вост. Укр.: 112; Меницк., 1991, Бот. журн. 76, 12 : 1753.

Тип: Описан из Европы («Habitat in Italia, Monspelii»).

Вдоль дорог, в посевах, на каменистых и мелкоземистых склонах. — Россия (окр. Ростова-на-Дону), Украина (центральные и южные районы, включая Крым), Молдавия (южная половина); как заносное встречается в нескольких регионах России — в Ленинградской (окр. Выборга, С.-Петербурга и Пушкина), Московской, Брянской (окр. г. Новозыбкова), и Самарской (окр. Самары) областях, в Республиках Марий Эл, Удмуртской (окр. Ижевска) и Башкортостан, а также на севере Украины. — Общ.

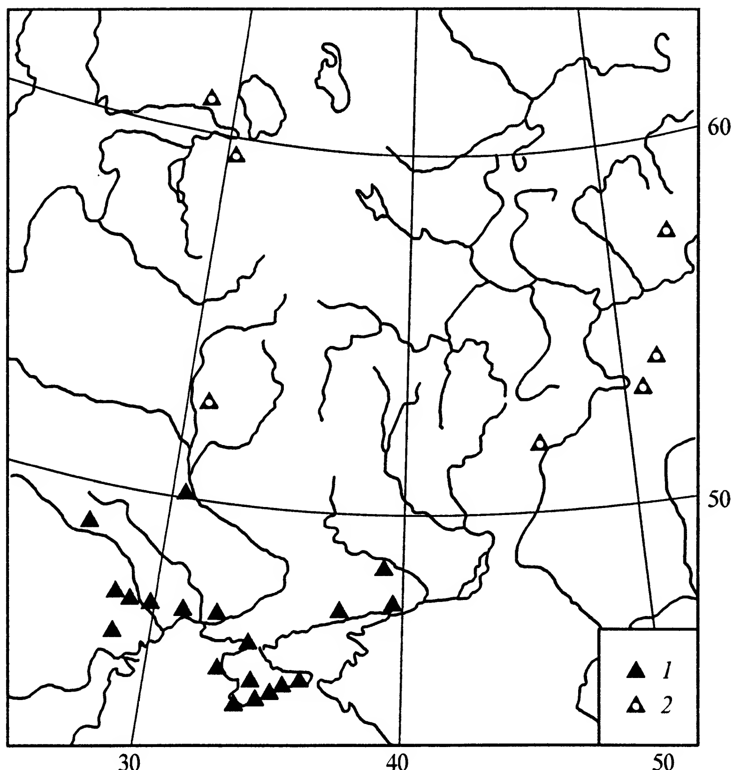


Рис. 3. Распространение (*1—2*) *Caucalis platycarpos* в Восточной Европе (*2* — пункты, в которых вид отмечен как заносное растение).

распр.: Кавказ, Зап. Сибирь (Курганская обл., заносное), Средн. Азия (юго-запад Туркменистана, заносное); Атл. и Центр. Европа, Средиз., Малоаз., Иран; Сев. Америка (заносное) (рис. 3).

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-48808).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров В. Г., Климочкина Л. В. История развития основных типов строения плодов зонтичных // Тр. Бот. инст. АН СССР. 1947. Вып. 6. Сер. 1. С. 40—69.

Виноградова В. М., Егорова Т. В. О самостоятельности рода *Orlaya* Hoffm. (*Apiaceae*) // Междунар. науч. конф. по сист. высш. раст., посвящ. 70-летию со дня рождения чл.-корр. РАН, профессора В. Н. Тихомирова: Тез. докл. (Москва, 28—31 января 2002 г.). М., 2002. С. 23—24.

Котов М. И. Род *Orlaya* Hoffm. // Определитель высших растений Украины. Киев, 1987. С. 230.

Меницкий Ю. Л. Конспект видов семейства *Apiaceae* (*Umbelliferae*) флоры Кавказа // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 12. С. 1749—1764.

Шишкин Б. К. Род Прицепник — *Caucalis* L. // Флора СССР. М.; Л., 1950а. Т. 16. С. 172—173.

Шишкин Б. К. Род Орлая — *Orlaya* Hoffm. // Флора СССР. М.; Л., 1950б. Т. 16. С. 181—184.

Brummitt R. K. Vascular plant families and genera. Kew, 1992. 804 p.

Cullen J., Caucalis L. / P. H. Davis (ed.). Flora of Turkey and the East Aegean islands. Edinburgh, 1972. Vol. 4. P. 526.

Cullen J. Orlaya Hoffm. / P. H. Davis (ed.). Flora of Turkey and the East Aegean islands. Edinburgh, 1972. Vol. 4. P. 529—530.

Downie S. R., Katz-Downie D. S., Spalik K. A phylogeny of *Apiaceae* tribe *Scandiceae*: evidence from nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer sequences // Amer. J. Bot. 2000. Vol. 87. N 1. P. 76—95.

Drude O. Astrodaucus Drude // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1898. T. 3. Abt. 8. S. 56.
Farr E. R., Leussink J. A., Staffleu F. A. Index nominum genericorum (plantarum). Utrecht, 1979. Vol. 1. 630 p.; Vol. 2. P. 631—1276.
Fernandes R. B. Sur l'identification et la typification de *Caucalis daucoides* L. et de *Caucalis grandiflora* L. // Bol. Soc. Broter. 1967. Ser. 2. Vol. 41. P. 395—401.
Grande L. Rettificationi ed aggiunte all Index Kewensis // Boll. Orto Bot. Napoli. 1918. Vol. 5. P. 194.
Greuter W., Rechinger K. H. Chloris Kythereia // Boissiera. 1967. Vol. 13. 206 p.
Heywood V. H. On the identity of *Caucalis platycarpos* and *C. daucoides* L. // Agron. Lusit. 1960. Vol. 22. P. 11—13.
Heywood V. H. Orlaya // Flora Europaea. Cambridge, 1968. Vol. 2. P. 372.
Hitchcock A. S., Green M. L. Standard-species of Linnaean genera of Phanerogamae (1753—1754) // International Botanical Congress, Cambridge (England), 1930. Nomenclature, Proposals by british botanists. London, 1929. P. 110—199.
Hoffmann G. F. Genera plantarum Umbelliferarum. Mosquae, 1814. 182 p.
Koch W. D. J. Generum tribuumque plantarum Umbelliferarum nova dispositio // Nova Acta Acad. Leop.-Carol. 1824. Ser. 12. Pars 1. 156 p.
Lee B. Y., Levin G. A., Downie S. R. Relationships within the spiny-fruited Umbellifers (*Scandiceae* subtribes *Daucinae* and *Torilidinae*) as assessed by phylogenetic analysis of morphological characters // Syst. Bot. 2001. Vol. 26. N 3. P. 622—642.
Linnaeus C. Species plantarum. Holmiae, 1753. 1200 p.
Linnaeus C. Systema naturae. Holmiae, 1767. Vol. 2. Ed. 12. 736 p.
Meikle R. D. Flora of Cyprus. Kew, 1977. Vol. 1. 832 p.
Peev D. Caucalis / K. H. Rechinger (ed.). Flora Iranica. Graz. 1987. N 162. P. 116—117.
Pimenov M. G., Leonov M. V. The genera of the *Umbelliferae*. A nomenclator. Kew, 1993. 156 p.
Reichenbach H. G. // Reichenbach L. Icones Florae Germanicae et Helveticae. *Umbelliferae*. Leipzig, 1867. Vol. 21. 108 p.
Weber G. H. Daucus lappula Weber // Wiggers F. H. Primitae florae Holsaticae. Kiliae, 1780. P. 23.

SUMMARY

The correctness of the genus *Orlaya* segregation from the genus *Caucalis* is shown. Comparative morphological characters of both genera are given. For the first time the detailed data on differences between the genera from morphologo-anatomical characters of their mericarps are cited. The endosperm shape is the most significant character among them. Belonging of the genera *Caucalis* and *Orlaya* to different tribes of *Apiaceae* is argued. Nomenclatural questions concerning names of the *Caucalis* and *Orlaya* species are discussed. It is proved that *Caucalis platycarpos* should be treated as the lectotype of the genus *Caucalis*, but not *C. daucoides* as it is indicated in «Index nominum genericorum». Synonymy, data on types, ecology and geographic distribution of the *Orlaya* and *Caucalis* species occurring in the Eastern Europe are cited.

УДК 582.893 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 11

© M. G. Pimenov,[1] A. A. Maassoumi[2]

MOZAFFARIANIA, A NEW GENUS OF *UMBELLIFERAE* FROM IRAN

М. Г. ПИМЕНОВ, А. А. МААСУМИ. *MOZAFFARIANIA* — НОВЫЙ РОД *UMBELLIFERAE* ИЗ ИРАНА

[1] Botanical Garden, Moscow State University
Moscow 119899, Russia
[2] Research Institute of Forests and Rangelands
Tehran 13185-116, Iran
Поступила 03.06.2002

After publication of K. H. Rechinger's fundamental «Flora Iranica» (*Umbelliferae* volume — Hedge et al., 1987) considerable new material has been collected by Iranian botanists, now kept in the Herbarium of the Research Institute of Forests and Rangelands (TARI) near Tehran; some plants collected earlier were also not included in «Flora

Iranica». Among plant collectors in Iran one of the most active is Dr. Vallialah Mozaffarian, who has a special interest in the *Umbelliferae* (Mozaffarian, 1983; and other publications). He has checked the flora of various provinces (ostans), for instance, Khuzestan (Mozaffarian, 1999), and during this checking some excellent novelties have been found. They form a considerable addition to our knowledge of Iranian *Umbelliferae.* Among them there are new genera, new species and new records of Iranian *Umbelliferae.* Their descriptions are being prepared for publication by the author. One magnificent genus has been chosen to be described in honour of V. Mozaffarian.

Mozaffariania Pimenov et Maassoumi gen. nov.

Planta perennis. Caudex validus; collum residuis vaginarum petiolorum tunicatum. Caulis elatus, erectus, teres, striatus, pauciramosus. Folia basalia bipinnata, in vivo herbaceo-subcoriacea, dilute viridia; segmenta ultima petiolulata, late ovato-orbicularia vel ovato-cordata, grosse crenato-dentata vel non profunde lobata; utrimque mucronulata; folia caulina sursum sensim reducta, summae vaginis saepe oblongo-lanceolatis succedanea. Umbellae in paniculam pauciramosam vel laxam, umbellae terminales saepe floribus hermaphroditis, lateralese floribus hermaphroditis vel masculis tantum compositae. Bracteae numerosae, subulato-lineares, radiis aequilongaes vel minores, bracteolae lineares, inaequilongae. Dentes calycini minuti. Petala regularia, viridio-flavescentia vel flava, glabra, apice inflexo. Stylopodium conicum. Styli cito decidui. Mericarpia dorso compressa, jugis dorsalibus filiformibus, jugis marginalibus anguste alatis, incrassato-spongiosis. Exocaprium e cellulis minutis; commissura lata. Mesocarpium bistratosum: stratum externum e cellulis parenchymaticis, partim, imprimis in juga marginalia, membranis fissuratim porosis, stratum internum e cellulis prosenchymaticis, membranis lignescentibus. Vittae valleculares singulae, commissurales duae, ab ima basi jugorum marginalium sitae. Endospermium ventre planum.

Typus: *M. insignis* Pimenov et Maassoumi.

Affinitas: Genus distinctissimum cum affinitate indistincta, bene limitatum a generibus aliis tribus *Tordylieae* W. D. J. Koch. E structura fructuum generi *Ducrosia* Boiss. plus minusve similis est, sed characteribus multis habitus et structurae caulium foliorum inflorescentiamque valde differt. A taxis plurimis tribus *Peucedaneae* Dumort. (exclusa *Ferula* L. s. l.) structura anatomica fructuum cum strato interno e cellulis prosenchymaticis, fissuratim porosis distinguitur.

Genus monotypicum.

Plant perennial. Rootstock thick, covered by petiolar sheath remains. Stem tall, erect, terete, striate, few-branched. Basal leaves 2-pinnate, in living state herbaceous-subcoriaceous, pale green, ultimate segments petiolulate, broadly ovateorbicular or ovate-cordate, coarsely crenate-dentate or shallowly lobed, sometimes mucronulate; cauline leaves gradually reduced upwards; the uppermost often replaced by oblong-lanceolate sheaths. Umbels in loose, few-branched panicle, terminal umbels often with hermaphrodite flowers, lateral ones with hermaphrodite or only male flowers. Bracts numerous, subulate-linear, equal to or shorter than rays, bracteoles linear, unequal. Calyx teeth small. Petals regular, greensh-yellowish or yellow, glabrous, inflexed at tip. Stylopodium conical. Styles soon deciduous. Mericarps dorsally compressed, dorsal ribs filiform, marginal ribs narrow-winged, thickened, spongy. Exocarp cells minute; commissure broad. Mesocarp of two layers: outer of parenchymatous cells, partly, especially in marginal ribs, with pitted walls, inner of prosenchymous cells with lignified walls. Vittae solitary in valleculae, two on commissure, situated near the bases of marginal ribs. Endosperm flat on commisural side.

Type: *M. insignis* Pimenov et Maassoumi.

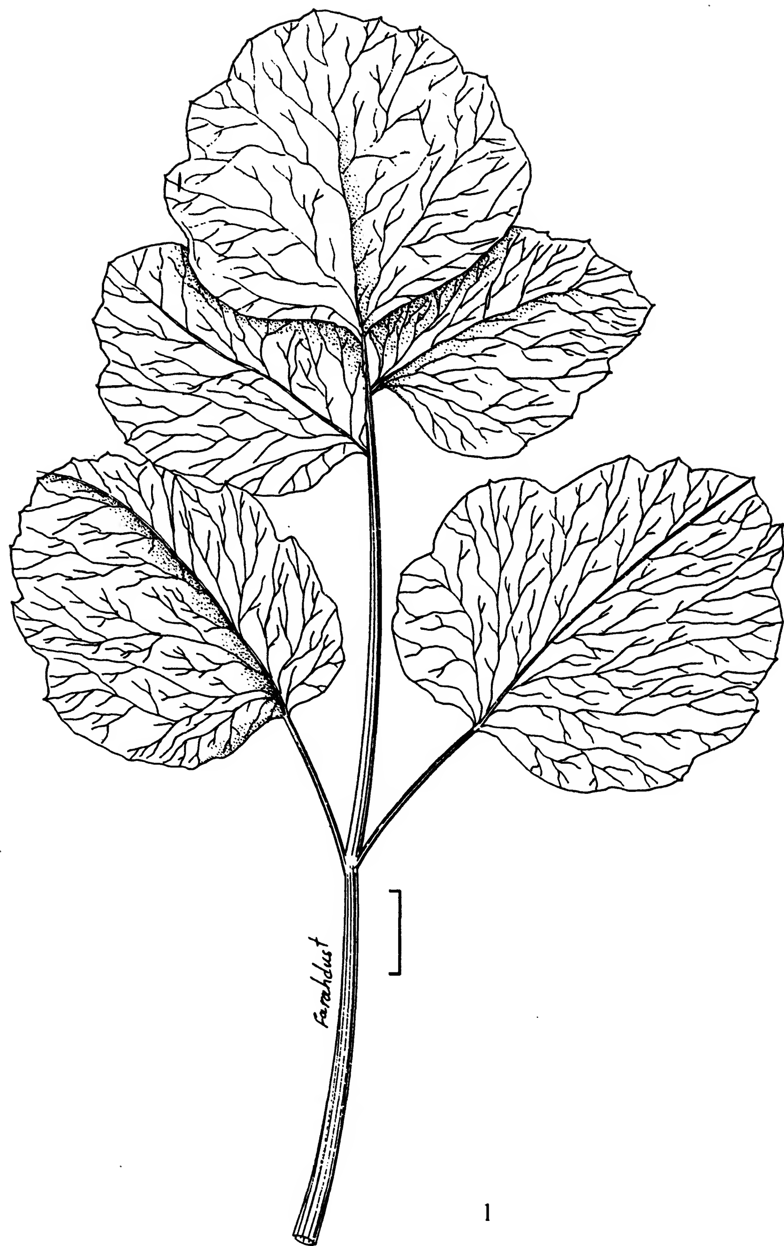


Fig. 1. Type specimen of *Mozaffariania insignis*.
Bar scale: 1—5 — 2 cm, 6 — 1 cm.

M. insignis Pimenov et Maassoumi sp. nov.

Planta perennis, erecta, glabra. Caules ad 100—150 cm alti, validi, striati, 10—12 mm crassi, in parte superiore pauciramosi. Folia basalia 2-pinnata, cum petiolis 50—85 cm longa, 40—50 cm lata, glabra; petiolis longe anguste vaginatis; segmenta ultima foliorum basalium ovato-orbicularia vel ovato-cordata, 4.5—12 cm longa, 3—15 cm lata, integra vel non profunde lobata vel grosse crenato-dentata, raro utrimque lobis mucronulatis

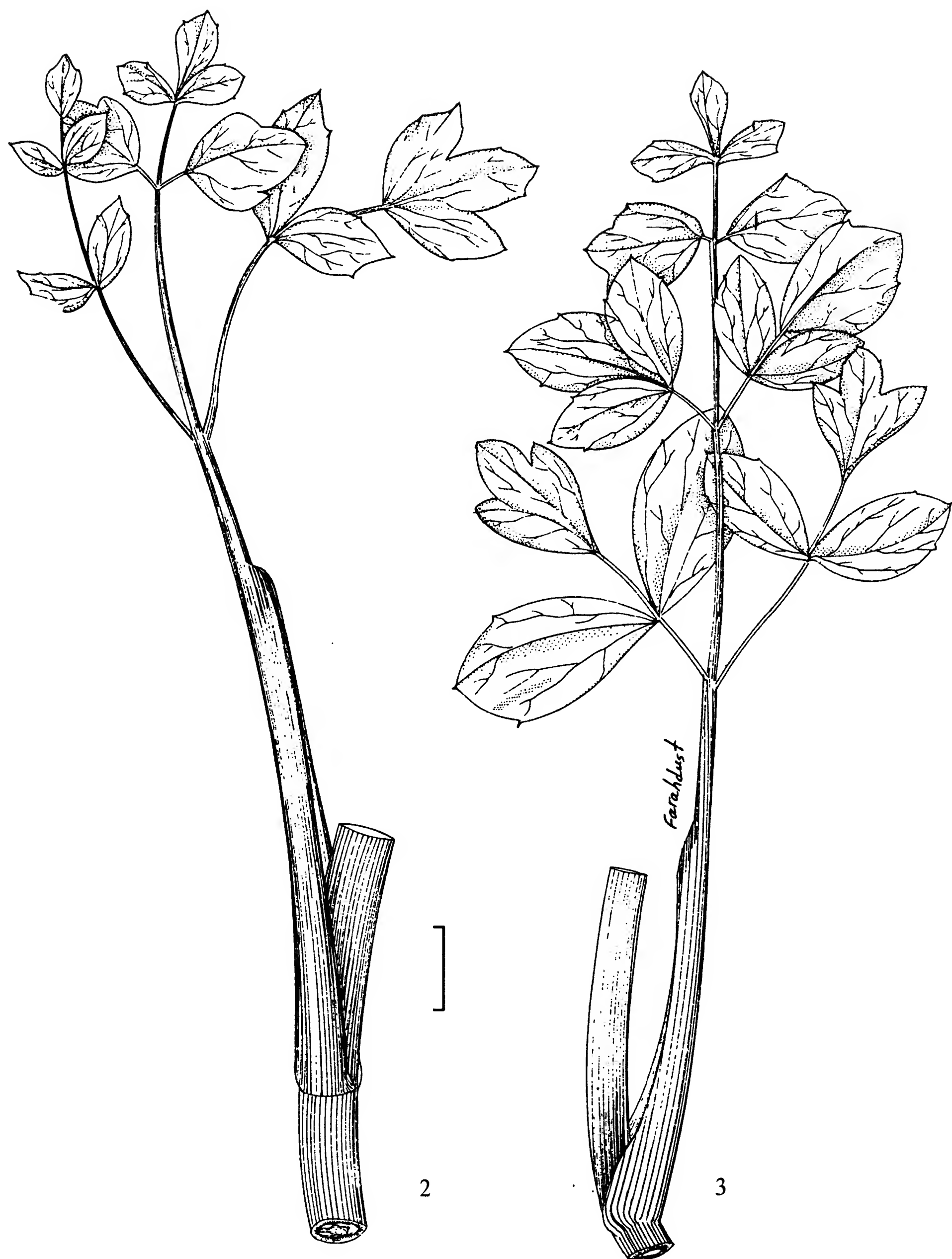
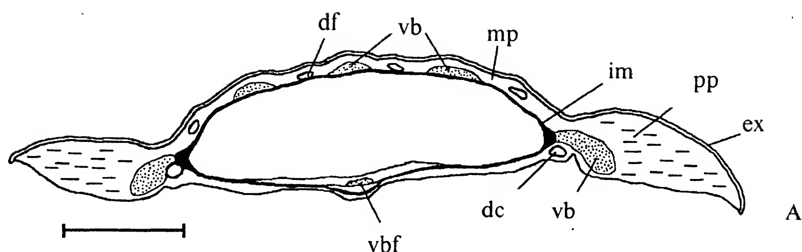


Fig. 1 (*continuation*).



Fig. 1 (*continuation*).



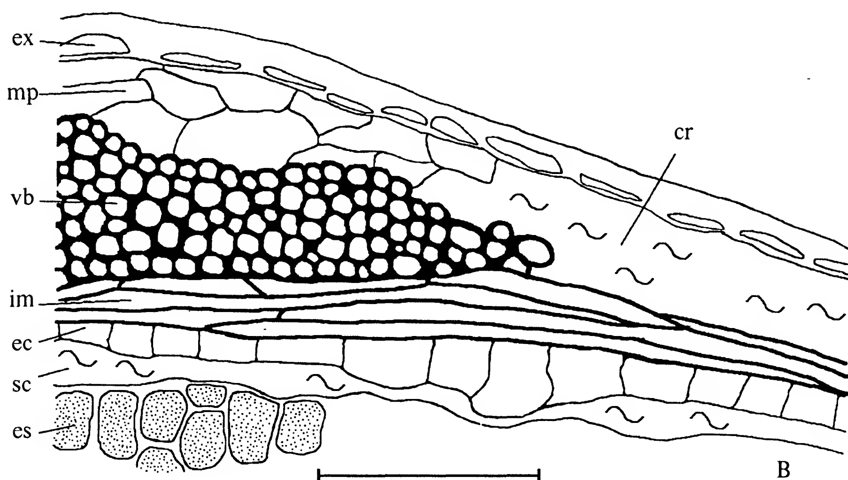


Fig. 2. *Mozaffariania insignis.*

A — schematic transect of mericarp, B — part of dorsal rib. Abbreviations: cr — crushed cells; dc — commissural secretory ducts; df — secretory ducts in furrow; ec — endocarp (unlignified); es — endosperm; ex — exocarp; im — inner lignified mesocarp; mp — unlignified mesocarp parenchyma; pp — parenchyma cells with lignified pitted walls; sc — seed coat (crushed); vb — vascular bundle; vbf — vascular bundle of finicle. Bar scale: A — 1 mm, B — 0.1 mm.

monita, folia inferiora caulina basalibus similia sed minora, sursum sensim reducta, summae ad vagina saepe oblongo-glaucopruinosa transeuntia. Inflorescentia laxa, paniculata. Umbellae terminalese floribus fertilibus, 25—35-radiatae, radiis inaequilongis, 2—4 cm longis, umbellae lateralese floribus saepe sterilibus compositae. Bracteae herbaceae numerosae, subulato-lineares, reflexae, ad 2.5 cm longae. Bracteolae numerosae, bracteis similes sed minores. Umbellulae multiradiatae. Stylopodium conicum. Styli cito decidui. Mericarpia 12 mm longa, 6 mm lata, jugis marginalibus crasso spongiosus, jugis dorsalibus filiformibus. Vittae valleculares singulae, commisurales duae. (Figs. 1, 2).

Holotypus: Khuzestan: ca. 20 km from Masjed Soleyman to Ahvaz, ca. 400 m. 14.04.1985. V. Mozaffarian, 53682, (TARI).

Paratypi: Khuzestan: ca. 20 km from Masjed Soleyman to Ahvas, ca. 200 m. V. Mozaffarian, 72130 (TARI); Khuzestan: 62 km from Andimeshk to Khorramabad, 6 km after Pole-zal village, 520 m. V. Mosaffarian, 58425, 62185 (TARI); Masjed Soleyman, Lahbari region, between Abgah and Botevand, 250—500 m. V. Mozaffarian, 70208 (TARI); Ilam: ca. 3 km from Mehran to Salehabad, ca. 500 m. V. Mozaffarian. (TARI).

Plant erect, perennial, glabrous. Stem up to 100—150 cm high, robust, striate, 10—12 mm thick, few-branched near the apex. Basal leaves 2-pinnate, together with petiole 50—85 cm long, 40—50 cm broad, glabrous, petiole with long, narrow sheath, ultimate segments of basal leaves ovate-orbicular or ovate-cordate, rarely some lobes

mucronulate, lower cauline leaves similar to basal, but smaller, reduced towards the apex, the uppermost reduced to oblong glaucopruinose sheaths. Inflorescence a lax panicle, terminal umbels with fertile flowers, 25—35-rayed, rays unequal 2—4 cm long, lateral umbels often with sterile flowers. Bracts herbaceous, numerous, subulate-linear, reflexed, up to 2.5 cm long. Bracteoles numerous, similar to bracts, but smaller. Umbellules many-rayed. Stylopodia conical. Styles soon deciduous. Mericarp 12 mm long, 6 mm broad, marginal ribs thickened, spongy, dorsal ribs filiform. Vittae solitary in valleculae, 2 on commissure.

Acknoledgements

We are trankful to Dr. T. A. Ostroumova for carpoanatomical research; M. G. Pimenov wishes to express his gratitude for financial support from the Russian Foundation for Basic Research.

LITERATURE CITED

Hedge I. C., Lamond J. M., Rechinger K. H. et al. *Umbelliferae* // Flora Iranica. Graz. 1987. Lfg. 162. 556 p.
Mozaffarian V. The family of *Umbelliferae* in Iran. Keys and distribution. Tehran, 1983. Ministry of Agriculture. Res. Inst. Forests et Rangelands. N 35. 387 p.
Mozaffarian V. Flora of Khuzistan. Tehran, 1999. Vol. 1. 282 p.

РЕЗЮМЕ

Описан новый монотипный род сем. *Umbelliferae* — *Mozaffariania* Pimenov et Maassoumi, не имеющий близкородственных таксонов среди зонтичных Юго-Западной Азии. Единственный вид этого рода — *M. insignis* Pimenov et Maassoumi также описан впервые.

УДК 561.6./.9 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 11

© **И. А. Ильинская,[1] А. И. Челебаева[2]**

НОВЫЙ ИСКОПАЕМЫЙ РОД *UTKHOLOKIA*, СОЧЕТАЮЩИЙ ПРИЗНАКИ МОРФОЛОГИИ ЛИСТА *POPULUS* (*SALICACEAE*), *IDESIA* И *POLIOTHYRSIS* (*FLACOURTIACEAE*)

I. A. ILJINSKAJA, A. I. CHELEBAEVA. A NEW FOSSIL GENUS *UTKHOLOKIA* COMBINING LEAF CHARACTERS OF *POPULUS* (*SALICACEAE*) WITH THOSE OF *IDESIA* AND *POLIOTHYRSIS* (*FLACOURTIACEAE*)

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
[2] Геологический институт РАН
109017 Москва, Пыжевский пер., 7
Поступила 25.03.2002

Дано описание нового монотипного ископаемого рода *Utkholokia*, установленного по отпечаткам листьев из палеоцена Западной Камчатки. Он совмещает признаки морфологии листа *Populus*, *Idesia* и *Poliothyrsis*. Приводится новая комбинация *Utkholokia ulevenensis* (Cheleb.) Cheleb. et Iljinskaja.
Ключевые слова: *Populus*, *Idesia*, *Poliothyrsis*, палеоцен, Камчатка, палеоботаника.

Листья *Populus* L. секц. *Leucoides* Spach, в частности *P. ciliata* Wall. ex Royle из Западных Гималаев, обнаруживают большое сходство с листьями монотипных родов *Idesia* Maxim. (Ильинская, 2000) и *Poliothyrsis* Oliv. Это сходство настолько велико, что ископаемый вид *Idesia grandifolia* (Endo) Iljinskaja был первоначально отнесен к

роду *Populus* (Endo, 1968), а *I. magnifica* Cheleb. была описана О. Д. Лавренко (рукопись) как новый вид тополя. Близость *Idesia* к *Populus* подтверждается и результатами молекулярных исследований (Azuma et al., 2000).

Ревизия всех опубликованных данных об ископаемых остатках листьев и коробочек *Populus* с территории бывшего СССР, проведенная в связи с подготовкой рукописи 4-го тома издания «Ископаемые цветковые растения России и сопредельных государств», и тщательное изучение гербария по этому роду выявили существенные отличия *P. ulevenensis* Cheleb. от остальных ископаемых и современных видов *Populus*. В то же время было обнаружено значительное сходство листьев этого вида с листьями *Idesia* и *Poliothyrsis*, что подробно освещено ниже в разделе «Сравнение». На этом основании *P. ulevenensis* исключен из рода *Populus* и помещен в новый монотипный род *Utkholokia*.

Utkholokia Iljinskaja et Cheleb. gen. nov.

Leaves of large size, reaching 15 cm length and more, ovate, or wide-ovate, or medium-size about 10 cm length — ovate, ovate-oblong, more rarely — ovate ellipsoidal, or small — up to 7 cm length, ovate-orbicular and ovate-oblong; asymmetric [inequilaterally ovate in general shape], i. e. a maximum width on the one side of the same leaf blade is attributed to it's bottom portion, whereas on the other side of the same leaf — maximum width of lamina shifted towards upper portion of the leaf; the leaf base is asymmetric. Teeth small, partly with attenuate tooth-apex: apical side is parallel to the basal side of the neighboring adjacent tooth. The primary vein is 1.5 thicker relative to the lateral basal primaries (rarely in 1.2). The thickness of the primary vein at the leaf base is sharply lessening within the interval of 1.5—2 mm with the diverging of every pair of the basal veins; due to above branching pattern a primary vein base is forming a star-like shape pattern of venation. 3 or 4 pairs of basal veins, 2 upper of above veins are relatively thick. The basal veins of upper pair diverging from the primary vein at angles of 30° or less (very rarely 45 to 50°). Intersecondary veins usually 1—3 per leaf (rarely — 4). Tertiary venation closely spaced, mainly — straight, perpendicular to the primary vein; rarely, in certain areas of the leaf blade — perpendicular to the secondary veins.

Type: *Utkholokia ulevenensis* (Cheleb.) Iljinskaja et Cheleb. comb. nov.

The name of genus is based on denomination of Utkholokskiy peninsula on which was collected specimens of genus.

Листья крупные, 15 см дл. и более, яйцевидные или широкояйцевидные, или средней величины, около 10 см дл., яйцевидные, продолговато-яйцевидные, реже широкояйцевидные, или мелкие — до 7 см дл., округло-яйцевидные и продолговато-яйцевидные, асимметричные — наибольшая ширина на одной половине листа ниже его середины, а на другой — выше ее; основание листа асимметричное. Зубцы мелкие, часть из них имеет верхушку, вытянутую параллельно основанию соседнего зубца. Главная жилка толще верхних базальных жилок обычно в 1.5, реже в 1.2 раза. Толщина главной жилки в основании на протяжении 1.5—2 мм уменьшается после отхождения каждой пары базальных жилок, благодаря чему ее основание приобретает звездчатое очертание. Базальных жилок 3, реже 4 пары, 2 верхние из них относительно толстые. Базальные жилки верхней пары развернуты относительно друг друга на 60° и меньше, очень редко на 80—90°. Все жилки заканчиваются семикраспедодромно. Вставочные жилки постоянно присутствуют в количестве 1—3, реже 4 на лист. Третичные жилки частые, большей частью прямые и перпендикулярные главной жилке, реже на некоторых участках листа перпендикулярные вторичным жилкам.

Тип: *U. ulevenensis* (Cheleb.) Iljinskaja et Cheleb. comb. nov.

Название рода происходит от Утхолокского п-ова, где собраны остатки листьев *Utkholokia*.

Сравнение. Листья *Utkholokia* обнаруживают наибольшее сходство с *Populus ciliata* Wall. ex Royle и монотипными ныне родами *Idesia* Maxim. и *Poliothyrsis* Oliv. сем. *Flacourtiaceae.* Все эти таксоны сосредоточены в Азии, но в областях, отстоящих далеко к югу от Камчатки: *P. ciliata* — в Западных Гималаях, *Poliothyrsis* — в бассейне Янцзы — в Сычуани и Хубэе, а ареал *Idesia* простирается от Центрального Китая до п-ова Корея, захватывая и Японию. Морфология листа *Utkholokia* отличается от *Populus* и совпадает с *Idesia* и *Poliothyrsis* по целому ряду признаков: соотношению толщины главной жилки с толщиной верхних базальных жилок (у *Populus* он толще последних в 2 и больше раза), звездчатым основанием главной жилки, бóльшим числом базальных жилок (у *Populus* и *Poliothyrsis* их обычно 2, реже 3, тогда как у *Idesia* 3, 4 и больше), относительно толстыми жилками 2 верхних пар базальных жилок (у *Populus* относительно толстая только верхняя пара), базальными жилками, развернутыми обычно всего на 60° и меньше (у *Populus* они обычно развернуты на 90° и больше), и наличием зубцов с верхушкой, оттянутой параллельно основанию соседнего зубца, что наблюдается у *Idesia* и не обнаружено у *Populus* и *Poliothyrsis*. Сближает *Utkholokia* с *Populus* постоянное присутствие вставочных жилок, они почти отсутствуют у *Idesia*, но постоянно встречаются у *Poliothyrsis*, однако в меньшем количестве, чем у *Utkholokia*. Сближают *Utkholokia* с *Populus* и обычно мелкие зубцы, тогда как у *Idesia* и *Poliothyrsis* они обычно значительно крупнее. Однако *Poliothyrsis* в Эдинбургском ботаническом саду в условиях умеренного климата имеет такие же мелкие зубцы, как *Utkholokia* (рис. 3, *2*, *3*, табл. I, *2*, *3*). Кроме того, сближают *Utkholokia* с *Populus* и отличают от *Idesia* частые третичные жилки. Асимметрия пластинки листа и его основания отличает *Utkholokia* от всех трех родов.

С листьями *Utkholokia* конвергируют иногда листья *Cercidiphyllum*, отличающиеся от них симметричной пластинкой и симметричным основанием, которое у *Cercidiphyllum* всегда сердцевидное, а главное — жилкованием между главной и верхними базальными жилками: редкими коленчато изогнутыми, часто утолщенными третичными жилками.

Utkholokia ulevenensis (Cheleb.) Iljinskaja et Cheleb. comb. nov.

Табл. I, II, рис. 1—3

U. ulevenensis (Cheleb.) Iljinskaja et Cheleb. comb. nov. — *Populus ulevenensis* Cheleb., 1988, в кн.: Литология и стратиграфия мезозоя и кайнозоя вост. районов СССР: 143, рис. 3, фиг. 1—3; ead. 1997, в кн.: Гладенков и др., Нижний палеоген Зап. Камчатки: 152, рис. 13, фиг. 4, рис. 15 p. p. excl. фиг. 4, рис. 16, p. p. excl. фиг. 5—7, рис. 17, рис. 36, фиг. 5.

Голотип: отпечаток листа, экз. 840240-1, Геологический музей им. В. И. Вернадского РАН, палеоцен, свита мыса Зубчатого, Западная Камчатка, Утхолокский п-ов, Челебаева, 1988 : 143, рис. 3, фиг. 1. — Табл. I, *1—4*.

Название вида от хр. Улевеней на Западной Камчатке.

Уточненное описание. Листья 5—19 см дл. и 2—17.5 см шир., продолговато-яйцевидные, яйцевидные, широкояйцевидные и округло-яйцевидные, асимметричные с наибольшей шириной на одной половине в нижней трети, а на другой — несколько выше середины листа или даже в его верхней трети. Основание срезанное косое, ширококлиновидное, округлое, слегка сердцевидное (или сердцевидное), обычно асимметричное. Верхушка острая симметричная или слегка асимметричная с прямыми или слегка выпуклыми сторонами, с притупленным или слегка оттянутым острым кончиком. Край зубчатый. Зубцы в числе 3—8 на 2 см, базальная сторона длинная, слегка выпуклая или прямая, реже вогнуто-выпуклая, апикальная сторона короткая, вогнутая или прямая. Реже она редуцирована, кончик у части зубцов оттянут параллельно основанию следующего зубца. Железка на конце зубца точечная. Главная

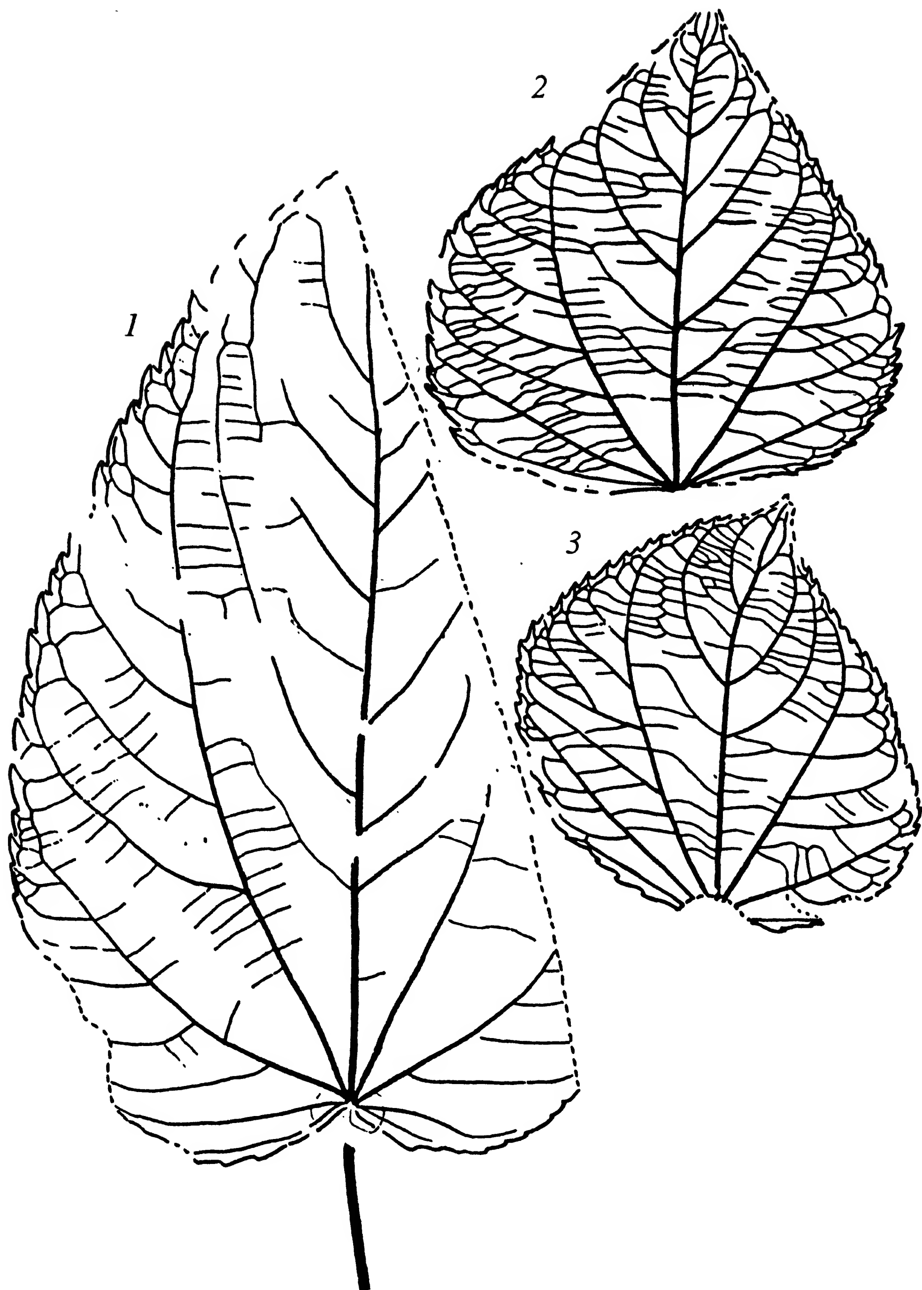


Рис. 1. *Utkholokia ulevenensis*, Западная камчатка, мыс Зубчатый, палеоцен, свита мыса Зубчатого. Рисунок А. И. Челебаевой.

1 — изотип, экз. 840240-43; *2* — изотип, экз. 840240-23; *3* — голотип, экз. 840240-1.

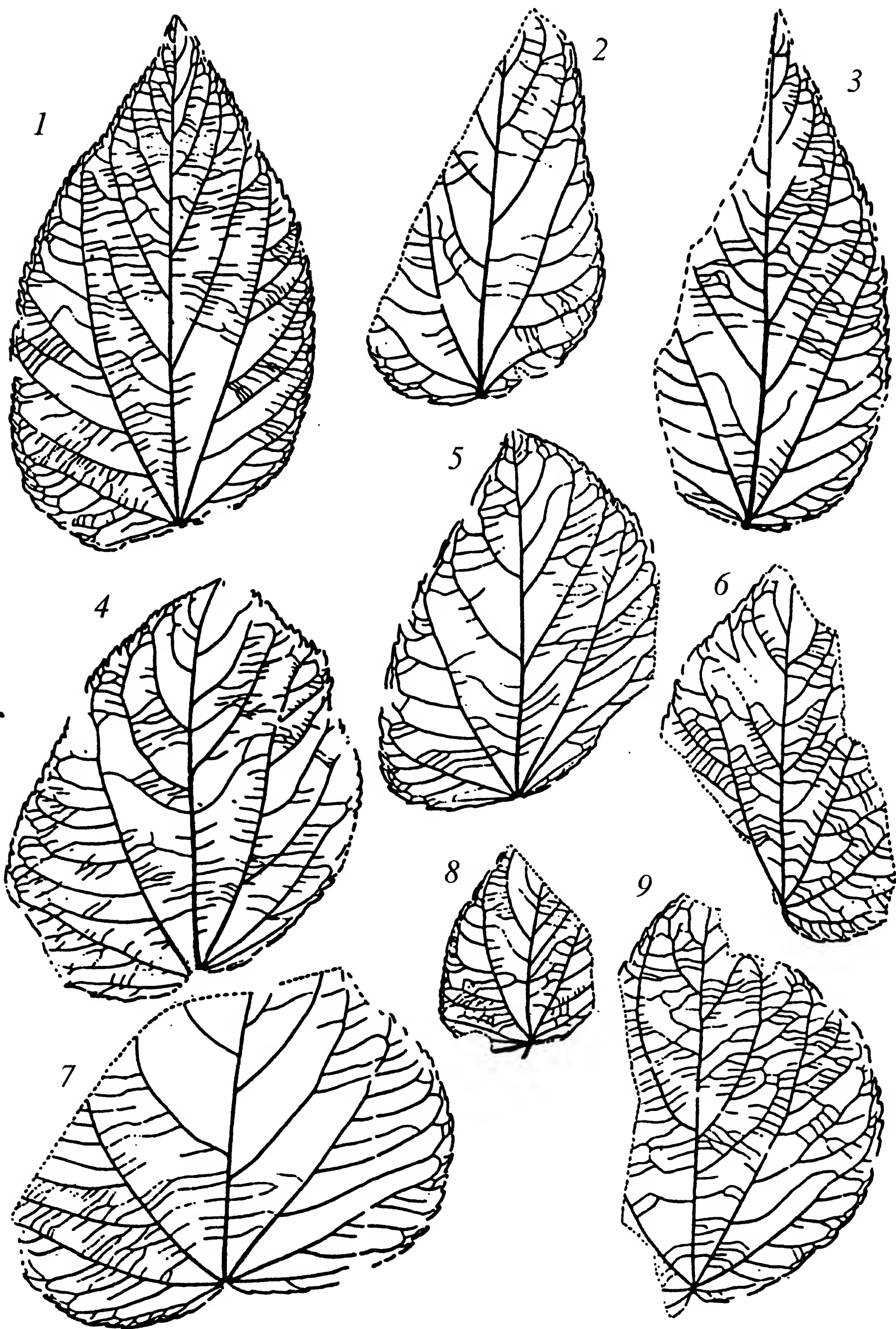


Рис. 2. *Utkholokia ulevenensis*, изотипы, ×0.5, Западная Камчатка, мыс Зубчатый, палеоцен, свита мыса Зубчатого. Рисунок А. И. Челебаевой.

1 — экз. 840240-53; *2* — экз. 840240-46; *3* — экз. 840240-30; *4* — экз. 840240-3; *5* — экз. 840240-17; *6* — экз. 840240-32; *7* — экз. 840240-11; *8* — экз. 840240-36; *9* — экз. 840240-20.

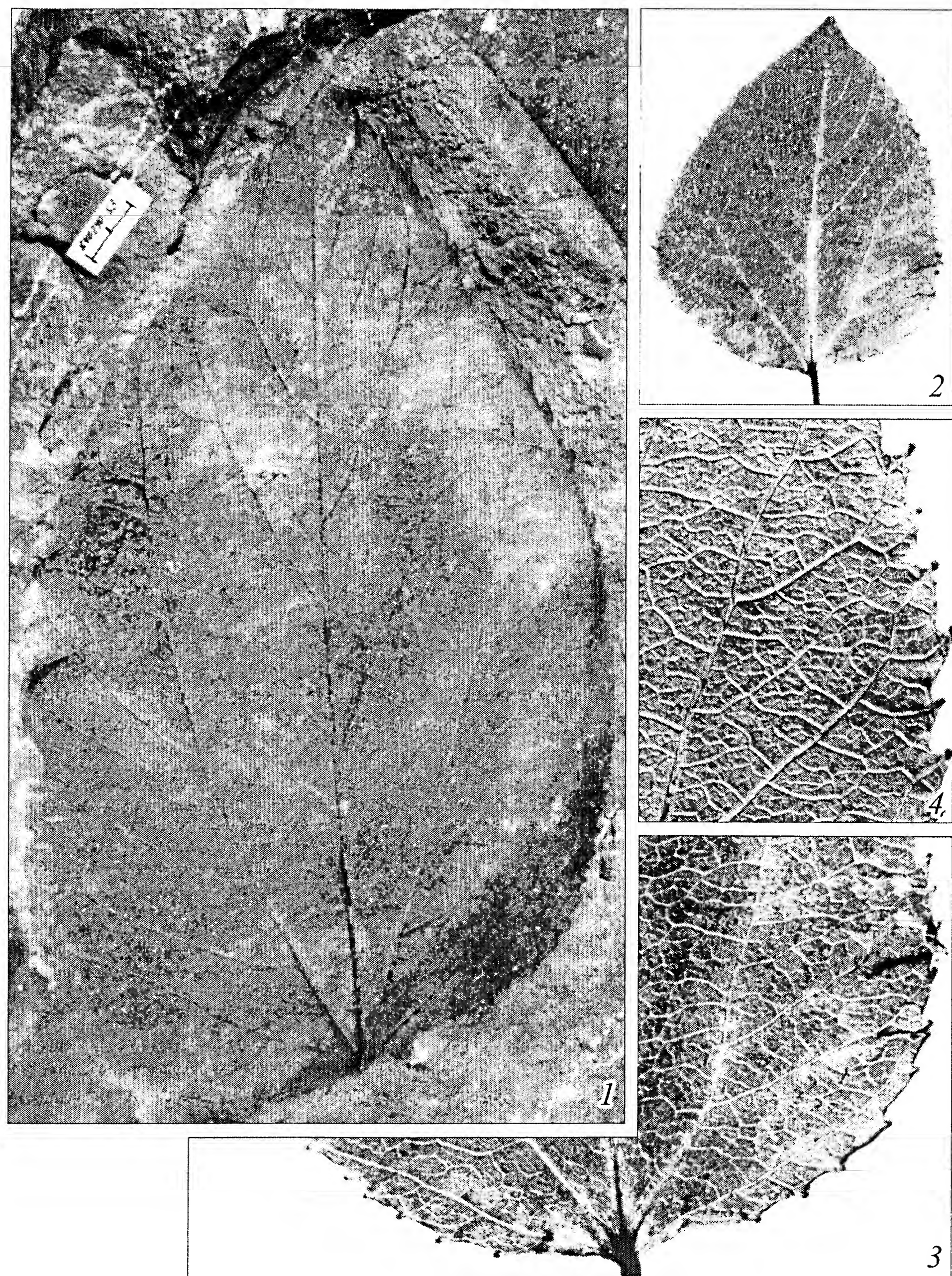


Рис. 3.

1 — *Utkholokia ulevenensis*, изотип, кол. 840240, обр. 53, нат. вел.; *2*—*4* — *Poliothyrsis sinensis*, Edinburgh Royal Bot. Gard., 1952 (LE): *2* — лист из нижней части ветки, нат. вел.; *3* — его фрагмент, ×2.5; *4* — край листа из средней части ветки, ×3.

жилка прямая, от ее основания на протяжении 1.5—2 мм отходят 3, реже 4 пары базальных жилок, причем после отхождения каждой пары толщина главной жилки уменьшается, благодаря чему основание главной жилки имеет звездчатое очертание. Толщина главной жилки после отхождения верхней пары базальных жилок 0.6—2.5 мм в 3—4 раза тоньше ее толщины до отхождения нижней пары базальных жилок. Верхние базальные жилки в 1.2—1.5 раза тоньше главной жилки и отходят от нее под углом 15—30°, реже 40—60°, причем на одной половине листа на 5—15° больше, чем на другой, в нижней своей половине прямые, а выше прямые либо дуговидно или коленчато изогнутые, кончаются семикраспедодромно, камптодромно, реже краспедодромно в верхней трети или четверти листа, реже несколько выше его середины, отдавая 5—6 базископических дуговидных ответвлений, кончающихся так же, как сами базальные жилки. Базальные жилки средней пары почти равны по толщине жилкам верхней пары (табл. I, *4*), прямые, реже слегка дуговидные, семикраспедодромные или камптодромные, составляют с верхними базальными жилками угол, обычно превышающий таковой между последними и главной жилкой (рис. 3, *1*), реже он меньше последнего на 5—10°. Базальные жилки нижней пары прямые или слегка дуговидные, короткие, почти параллельные краю пластинки, камптодромные или краспедодромные, иногда присутствуют только на одной половине листа (табл. II, *2*). Вторичные жилки в числе 4, реже 5 пар, не считая коротких тонких жилок в кончике листа, в 1.5—2, реже в 3 раза тоньше верхних базальных жилок, очередные, начинаются несколько выше или ниже середины главной жилки и отходят под несколько большим углом, чем верхние базальные жилки, прямые; иногда дуговидные, камптодромные или семикраспедодромные. Вставочные жилки редкие, обычно 1—3, редко 4 на лист. Третичные жилки 3—6 на 1 см, тонкие, прямые, реже в середине интервала ветвящиеся, в верхней половине листа перпендикулярные главной жилке, редко слегка вниз отклоненные. В основании листа у края пластинки имеется пара железок диаметром 0.7 мм у листьев средней величины и до 2 мм у крупных листьев.

Местонахождения: палеоцен, свита мыса Зубчатого, Зубчатый; верхний палеоцен—нижний эоцен, сосопханская свита, Снатол, Западная Камчатка.

Кроме указанных местонахождений, *P. ulevenensis* был приведен А. И. Челебаевой (1991 : 51, табл. 5, фиг. 5, рис. 11, фиг. 1) из среднего эоцена Майначского разреза, однако по характеру жилкования между главной и верхними базальными жилками этот лист едва ли принадлежит *Utkholokia*, кроме того, следует учесть, что верхушки зубцов у этого листа округлые (табл. 5, фиг. 5), а не острые, как дано на рисунке. На этом же основании три отпечатка с Утхолокского п-ова (Челебаева 1997а, l. c., рис. 16, фиг. 5—7) принадлежат *Cercidiphyllum*, а не *Utkholokia*.

Некоторые данные к фитоценотической характеристике *U. ulevenensis* можно получить из анализа тафоценозов с ее участием. В палеоцене Утхолокского п-ва вид встречен практически в монотипном захоронении в слое мощностью около 20 см в составе свиты, охарактеризованной мезофильной теплоумеренной флорой. На р. Снатол *Utholokia ulevenensis* обнаружена в сосопханской свите (верхний палеоцен—нижний эоцен) в захоронении совместно с *Metasequoia*, *Trochodendroides*, *Alnus beringiana* Budants., *Acer arcticum* Heer, *Aesculus magnificum* (Knowlt.) Iljinskaja. Вероятнее всего, эта ассоциация связана с прибрежной низменностью, возможно дельтой реки, так как сопряжена с отложениями, содержащими морскую фауну (Macrocallista kovatschensis, Siphonalia bicarinata monospira и др.) (Челебаева, 1997 : 23).

Благодарности

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 01-04-49342).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ильинская И. А. Обзор ископаемых видов подрода *Tacamahaca* рода *Populus* (*Salicaceae*) и новые меловые платаны (*Platanaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 6. С. 119—127.

Челебаева А. И. Флористическая характеристика снатольского и ковачинского горизонтов. Флора снатольской свиты // Эоцен Западной Камчатки (Тр. ГИН АН СССР, вып. 467). М., 1991. С. 52—56.

Челебаева А. И. Описание растений. Прорисовка растений // Гладенков Ю. Б. и др. Нижний палеоген Западной Камчатки (Стратиграфия, палеогеография, геологические события). (Тр. ГИН РАН, вып. 488). М., 1997а. С. 141—247.

Челебаева А. И. Флора нижнего палеогена Западной Камчатки. Флористические комплексы // Там же. 1997б. С. 83—94.

Azuma T., Kajita T., Yokayama J., Ohashi H. Phylogenetic relationships of *Salix* (*Salicaceae*) based on RBSL sequence data // Amer. J. Bot. 2000. Vol. 87. N 1. P. 67—75.

Endo S. The flora from the Eocene Woodwardia Formation, Ishikari coal field, Hokkaido, Japan // Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo. 1968. Vol. 11. N 4. P. 411—449.

SUMMARY

Utkholokia is a monotypic genus. Its only species, *U. ulevenensis* (Cheleb.) Iljinskaja et Cheleb. comb. nov. has been described on the basis of the extensive collections of leaf impressions from Palaeocene of the Utkholokskiy Peninsula of the Western Kamchatka (Pacific Russia). *Utkholokia* combines features of the leaf architecture of the monotypic genus *Idesia* with those of the monotypic genus *Poliothyrsis* and *Populus* (*P. ciliata* Wall. ex Royle mostly resembles *Utkholokia*). All *Utkholokia*'s nearest living realtives are concentrated in Asia, but significantly southwards relative to Kamchatka: *P. ciliata* in the Western Himalayas, *Poliothyrsis* and *Idesia* in the Yantze River basin (China), though the latter has a wider geographical range including Korea and Japan. Usually, leaves of *Idesia* and *Poliothyrsis* have much larger teeth as compared to *Utkholokia* and *Populus*; however, in conditions of a temperate climate of Edinburgh (Scotland), leaves of *Poliothyrsis* have as small teeth as those of *Utkholokia*.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.675.1

© Г. А. Фирсов

НАХОДКИ *CLEMATIS ORIENTALIS* (*RANUNCULACEAE*) В ВОЛГОГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

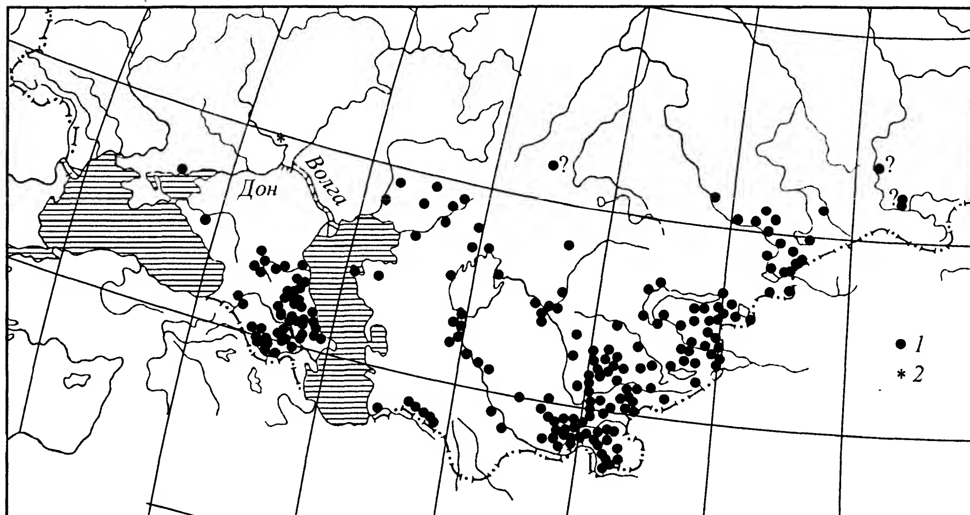
G. A. FIRSOV. *CLEMATIS ORIENTALIS* (*RANUNCULACEAE*) IN VOLGOGRAD REGION

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: gennady_firsov@mail.ru
Поступила 27.11.2001

На северо-западе Волгоградской обл., на меловых обнажениях низовьев р. Хопёр, найдена изолированная популяция *Clematis orientalis*, насчитывающая 52 особи, которая представляет самую северную точку в европейской части ареала вида.
Ключевые слова: *Clematis orientalis*, Волгоградская обл., ареал, экология, биология.

Растительность меловых обнажений бассейна р. Хопёр в пределах бывшей Донской обл., от станицы Урюпинской до устья Хопра, в 1905 и 1906 гг. обследовал В. П. Дробов (1908), однако среди его сборов *Clematis orientalis* L. не указывается. Этот вид по данным «Флоры СССР» (Крашенинников, 1937) в европейской части представлен в Нижневолжском флористическом районе и Крыму, для Нижнедонского р-на он не указан. В монографии «Деревья и кустарники СССР» (Шипчинский, 1954) вид приводится для Кавказа, Крыма, Прикаспийской низменности. *C. orientalis* не включен во «Флору средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1954), охватывающей также территорию бывшей Сталинградской обл. По данным С. Я. Соколова и О. А. Связевой (1965), вид отмечен для Причерноморского, Нижневолжского и Предкавказского дендрофлористических районов, а также Крыма. Однако, по мнению авторов, в Нижнедонском районе *C. orientalis*, как и вообще древесные лианы, отсутствует. С. Я. Соколов, О. А. Связева и В. А. Кубли (1980) отмечают, что в европейской части бывшего СССР этот вид произрастает только в Причерноморье (редко), а также на Кавказе, в Сибири, Казахстане и Средней Азии. Ни для Нижнего Дона, ни для Нижнего Поволжья вид не приводится. В Красную книгу Волгоградской обл. (Брылев, 1992) включены все виды ломоноса, когда-либо приводившиеся для этой территории: *Clematis integrifolia* L., *C. recta* L., *C. pseudoflammula* Schmalh. ex Lipsky; *C. orientalis* среди них отсутствует. А. Н. Луферов и В. П. Серов (1999) отмечают этот вид в конспекте кавказских видов *Clematis* и для Волгоградской обл., однако без указания мест нахождения. Не приводится ломонос восточный для Нижнедонского подрайона и в 10 томе «Флоры Восточной Европы» (Серов, 2001). Однако в самое последнее время В. А. Сагалаев и Д. Е. Матвеев (2000) опубликовали данные о находке *Clematis orientalis* в Донской излучине, Клетском р-не Волгоградской обл., на меловых обнажениях крутого мелового склона над Доном, восточнее хутора Мелоклетский. По данным авторов, кусты ломоноса изредка встречались в небольших балках и оврагах в нижней части склона. Это место находится приблизительно в 100 км к юго-востоку от описываемого ниже.

C. orientalis найден на северо-западе Волгоградской обл. в Кумылженском р-не, на меловых горах правобережья р. Хопёр, в 25 км от впадения его в р. Дон, у хутора Пустовский, на площади 5000 м², 8 VIII 2000 г. В изолированной популяции, нахо-



Карта ареала *Clematis orientalis* L.

1 — по литературным сведениям, *2* — оригинальные данные.

дящейся почти на 1000 км к северу от основного ареала, мы насчитали 52 особи. В дальнейшем мы посетили это место дважды: в апреле и августе 2001 г.

C. orientalis растет по берегам рек, среди прибрежных лесов, в кустарниках, вдоль оврагов, по склонам и в котловинах среди песков полупустынной и пустынной областей (Крашенинников, 1937, Флора СССР). В низовьях правобережья р. Хопёр этот вид произрастает на крутом склоне (до 45°) преимущественно в средней части, а также и в верхней, на рыхлом щебнистом голом мелу. *C. orientalis* растет на 15—25 м выше поверхности воды в Хопре, во время половодья это место не затапливается даже при самом высоком подъеме воды. Выдел находится в 400 м от хутора и 100 м от берега реки. Высота меловых «гор» (холмов) в этом месте составляет около 25 м, они тянутся вдоль правого берега с востока на запад (высшая отметка абс. высоты над ур. м. правобережья между хуторами Пустовский и Кривский — 108 м). Таким образом, территория, занимаемая крошечной реликтовой популяцией, имеет «ленточный» характер и тянется узкой полосой (20—25 м), 200 м в дл. вдоль меловых обнажений.

Рядом на склоне растет *Melilotus albus* Medik. — наиболее распространенный вид, который создает аспект; достаточно часто встречаются *Gypsophila altissima* L., *Plantago salsa* Pall., *Hyssopus cretaceus* Dubjan., *Pimpinella tragium* Vill., *Medicago romanica* Prod., *Securigera varia* (L.) Lassen; несколько реже — *Cichorium intybus* L., *Echium vulgare* L., *Artemisia santonica* L., *A. vulgaris* L., *Euphorbia seguieriana* Necker, *Echinops sphaerocephalus* L., *E. ritro* L., *Origanum vulgare* L., *Taraxacum serotinum* (Waldst. et Kit.) Poir., *Convolvulus arvensis* L., *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Galium humifusum* Bieb., *Galium octonarium* (Klok.) Soó, *Tragopogon major* Jacq., *Ajuga pseudochia* Shost., *Odontites vulgaris* Moench, *Centaurea pseudomaculosa* Dobrocz., *Melilotus officinalis* (L.) Pall., *Salvia tesquicola* Klok. et Pobed.; единично — *Salvia aethiopis* L., *Atraphaxis frutescens* (L.) C. Koch. В верхней части, где меловое обнажение переходит в заросший степной склон, распространенными видами являются *Stipa capillata* L., *S. lessingiana* Trin. et Rupr., *Festuca valesiaca* Gaud.; здесь же есть и другие злаки — *Hierochloë repens* (Host.) Beauv. Внизу у подножия можно встретить *Bunias orientalis* L., *Lepidium latifolium* L. Из деревьев и кустарников на склоне относительно более часто встречаются искривленные кустообразные экземпляры *Ulmus minor* Mill. до 1, редко выше 2.5 м выс.; единично — также невысокие *Berberis vulgaris* L., *Rosa* sp.

Расстояние между особями *C. orientalis* от 4 до 50 м, большинство их стелются по мелу, обычно кроной вниз по склону, так как растут без опоры. Некоторые цепляются за высокую траву (*Gypsophila altissima*, *Centaurea pseudomaculosa*) или деревца *Ulmus minor*. Особи *C. orientalis* без опоры достигают 0.6—0.9 м выс., с опорой — более 1 м выс. Максимальная высота — 2.0 м; в этом случае *C. orientalis* в качестве опоры использует 4-метровое дерево вяза. Размер кроны у более крупных растений *C. orientalis* достигает 2.4 × 0.8 м; у менее крупных — 1.8 × 0.9 м. Длина растений достигает 2.3—2.8 м. Здесь *C. orientalis* представляет собой полукустарниковую лиану. Значительная часть однолетних побегов отмирает. Так, максимальная длина побегов прошлого года (измерения 11 апреля 2001 г.) модельной особи составила 130 см, из них живая часть — 90 см. Диаметр стволиков у шейки корня достигает от 1.2—1.3 до 4.7 см. Сверху корневая шейка часто засыпается осыпью мела, образующийся холмик способствует поселению других растений. Будучи засыпан мелом, *C. orientalis* способен образовывать придаточные корни. При раскопке такие редкие боковые корни до 10 см длиной найдены на глубине 20 см; далее с глубины около 25 см встречаются глыбы и куски мела, начинается материнская порода.

Тип ареала *C. orientalis* — древнесредиземноморский (Луферов, Серов, 1999). Найденная изолированная популяция (см. рисунок) несомненно реликтовая, представляет собой крайнюю северную точку в европейской части ареала этого вида. Как справедливо отмечают В. А. Сагалаев и Д. Е. Матвеев (2000), на границе ареала этот вид переходит на меловой субстрат. Угрожающим фактором для редких меловых растений в аналогичных условиях является выпас домашних коз, разводимых местным населением. К счастью, хутор Пустовский малонаселенный, здесь отсутствует такой интенсивный выпас домашнего скота, как, например, в станице Букановской, расположенной в 10 км ниже по течению Хопра. В связи с организацией Нижнехопёрского природного (или национального) парка весь уникальный выдел у Пустовского должен быть в него включен как особо охраняемая природная территория.

Образцы *C. orientalis* привезены в Ботанический сад Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН в С.-Петербурге для пополнения коллекции живых растений и изучения адаптационных возможностей *C. orientalis* в культуре.

Благодарности

Автор выражает благодарность Н. Н. Цвелёву и А. Н. Луферову за ценные советы при подготовке статьи и помощь в определении растений, а также С. С. Гришину за помощь в проведении полевых работ.

Работа выполнена при поддержке фонда Fauna and Flora International, проект 99/50/1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Брылев В. А. (составитель). Красная книга: редкие и охраняемые растения и животные Волгоградской обл. Волгоград, 1992. 148 с.

Дробов В. П. Растительность меловых обнажений бассейна Хопра в пределах Донской области // Бот. журн. СПб., 1908. № 1. С. 6—22.

Крашенинников И. М. Род 530. Ломонос — *Clematis* L. // Флора СССР. Т. 7. М.; Л., 1937. С. 310—323.

Луферов А. Н., Серов В. П. Конспект кавказских видов *Clematis* (*Ranunculaceae*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 6. С. 132—136.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. 8-е изд. М.; Л., 1954. 912 с.

Сагалаев В. А., Матвеев Д. Е. Флористические находки на Среднем Дону // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 10. С. 115—118.

Серов В. П. Триба 8. *Clematideae* DC. // Флора Восточной Европы. СПб., 2001. Т. 10. С. 95—99.

Соколов С. Я., Связева О. А. География древесных растений СССР. М.; Л., 1965. 265 с.

Соколов С. Я., Связева О. А., Кубли В. А. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л., 1980. Т. 2. С. 22. Карта 12В.

Шипчинский Н. В. Сем. 21. Лютиковые — *Ranunculaceae* Juss. // Деревья и кустарники СССР. М.; Л., 1954. Т. 3. С. 19—43.

SUMMARY

A small isolated population of *Clematis orientalis* L. numbering only 52 plants on the area of 5.000 sq. m has been found in August 2000 on chalk hills of the lower reachers of the Choper River (north-western Volgograd Region). It is in fact the northernmost point of the European part of its natural range of distribution.

УДК 581.52 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 11

© И. В. Блинова, А. А. Похилько, В. Н. Андреева

О НОВОМ МЕСТОНАХОЖДЕНИИ *HAMMARBYA PALUDOSA* (*ORCHIDACEAE*) В МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

I. V. BLINOVA, A. A. POKHILKO, V. N. ANDREEVA. A NEW LOCALITY OF *HAMMARBYA PALUDOSA* (*ORCHIDACEAE*) IN MURMANSK REGION

Полярно-Альпийский ботанический сад-институт
184256 Кировск, Мурманская обл.
E-mail: flora@aprec.ru
Поступила 12.02.2002

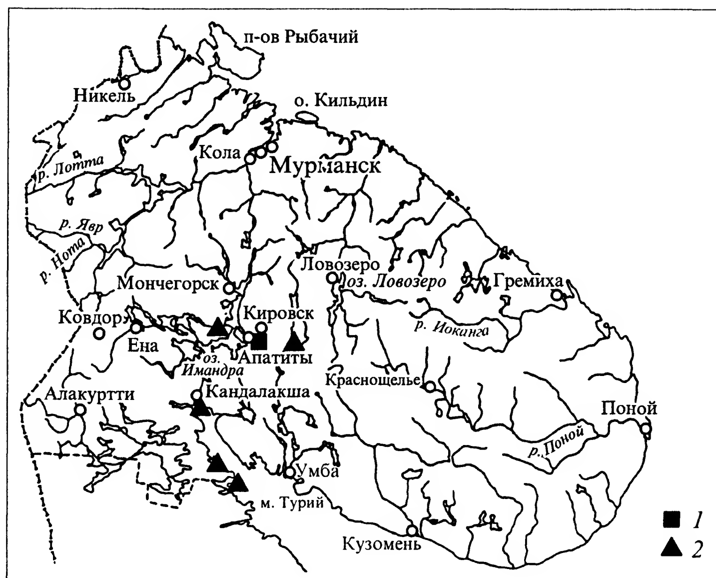
Приведено одно из самых северных местонахождений *Hammarbya paludosa* в России, дана его характеристика.
Ключевые слова: *Hammarbya paludosa*, *Orchidaceae*, ареал, Мурманская обл.

Hammarbya paludosa (L.) O. Kuntze — бореальный циркумполярный вид из трибы *Malaxidae*, включающий около 900 видов (Hultén, Fries, 1986; Dresser, 1996). Несмотря на широкий ареал, *H. paludosa* является редким видом, стенобионтом. В 20 европейских странах вид причислен к растениям, находящимся под угрозой исчезновения (Stewart, 1992; Kotiranta et al., 1998); включен в Красную книгу Мурманской области (Андреев, Макарова, 1990). Основная причина его возрастающей редкости — изменение и уничтожение естественных местообитаний (осушение и мелиорация почв), к которым относятся болота мезотрофного типа (Ebel, Muehlberg, 1991; Stewart, 1992; Kuitunen, Kuitunen, 1994; Вахрамеева и др., 1994, 1997).

Во «Флоре Мурманской области» (Орлова, 1954) вид указан по данным E. Hultén (1950) на юго-западе области. В настоящее время известно 5 местонахождений (см. рисунок), причем только 3 из них (2, 3, 5) подтверждены гербарными материалами.

1. К югу от Чун-озера, близко к границе Лапландского заповедника, на трихофоровом болоте (Некрасова, 1960). Этот пункт в ряде источников (Раменская, 1983; Андреев, Макарова, 1990) именуется как «Лапландский заповедник».
2. Правый берег р. Умба, в 5 км от Зашейка на Умбозере, 27 VII 1957, кочковато-мочажинное болото, на сфагновой кочке, поросшей осокой, ерником и др., Е. Чернов, Б. Головкин (KRABG). В литературе эта точка известна как «Зашеек» (Раменская, 1983), что не очень удачно, поскольку в Мурманской обл. есть другие географические пункты с таким названием.
3. Кандалакшский р-н, к ЮВ от с. Ковда, 30 VII 1954, молиниевое болото с сосной, мочажина, Р. Шляков (KPABG).
4. О-в Олений (Белое море), осоково-сфагновое болото у Больших озер (Воробьева, 1996).
5. О-в Великий (Белое море), 1 VIII 1964, грядово-мочажинное болото, в мочажинах и на кочках, В. Вехов (Гербарий Кандалакшского государственного заповедника).

Самое северное местонахождение в Европе, отмеченное для *H. paludosa* — Balsfjord, Норвегия, 69° 50′ (Lid, Lid, 1994; Engelskjon, Skifte, 1995). Наиболее близкими к южным популяциям этого вида Мурманской обл. являются местонахождения на п-ове Киндо в Карелии, в районе Беломорской биостанции МГУ (Соколов, Филин, 1996), где он нередок на сфагновых болотах. Самой северной, среди перечисленных выше для Мурманской обл., является находка у Чун-озера (67° 35′). На севере России вид произрастает на осоково-сфагновых мочажинных болотах (Орлова, 1954; Мартыненко, 1976; Раменская, Андреева, 1982), по экологии не



Распространение *Hammarbya paludosa* в Мурманской обл.

1 — новое местонахождение, *2* — известные ранее.

отличается от таковой, приводимой в европейских и американских «Флорах» (Hultén, 1942; Anderson, 1974; Luer, 1975; Смольянинова, 1976; Moore, 1980; Reinhard et al., 1991; Stace, 1999).

В начале июля 2001 г. нами была обнаружена одна из самых северных популяций *H. paludosa* как в Мурманской обл., так и для России в целом: на сфагново-осоковом болоте (площадь около 1.5 га) в разреженном сосняке в окр. г. Апатиты, 67° 30′. В центре болота расположена довольно крупная, до 15 м², зарастающая мочажина, заполненная водой. По ее краю, на площади 1 м², растет *H. paludosa*. Болото и близлежащие территории были подробно обследованы, однако, популяция оказалась только в одном месте.

На упомянутом болоте произрастает несколько видов осок: *Carex lasiocarpa*, *C. limosa*, *C. panicea*, *C. dioica*, *C. rostrata*, *C. capillaris*, *C. adelostoma*, *C. canescens*, *C. flava*, *C. nigra*, первые 2 из которых доминируют на участке с *H. paludosa*. Несмотря на явное преобладание осок, другие болотные виды также являются его характерными представителями. К ним относятся *Baeothryon alpinum* и *B. cespitosum*, *Comarum palustre*, *Drosera anglica* (преобладает) и *D. rotundifolia*, *Eriophorum polystachion*, *E. scheuchzeri* и *E. vaginatum*, *Equisetum palustre* и *E. hiemale*, *Menyanthes trifoliata*, *Oxycoccus palustris* и *O. microcarpus*, *Pedicularis palustris*, *Pinguicula vulgaris* и *P. alpina*, *Rubus chamaemorus*, *Triglochin maritimum* и *T. palustre*, *Tofieldia pusilla*. Среди травянистых растений также встречаются *Bartsia alpina*, *Potentilla erecta*, *Sanguisorba polygama*, *Saussurea alpina*, *Thalictrum alpinum*, *Viola montana*, *V. palustris*, *V. epipsila*. Среди кустарничков отмечены *Andromeda polifolia*, *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*, из кустарников *Betula nana*, *Salix phylicifolia*, *S. myrsinites* и *S. myrtilloides*. В моховом покрове нередка *Selaginella selaginoides*. На относительно сухих участках из злаков встречаются *Calamagrostis arundinacea*, *Festuca ovina*, на более влажных, часто *Molinia caerulea*, изредка *Phragmites australis*. Здесь же растут и другие виды орхидных — *Corallorhiza trifida*, *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza maculata* и *D. incarnata*, *Gymnadenia conopsea*, *Listera cordata*. Недалеко от этого болота произрастает *Listera ovata*, довольно редкий вид сем. *Orchidaceae* в Мурманской обл.

Популяция *H. paludosa* располагается довольно плотно, в моховых подушках из *Sphagnum*: на 1 м² отмечены 52 генеративные и 34 вегетативные особи. В начале июля

наблюдалось цветение этого вида. Высота большинства генеративных особей составляет 3—6 см. На верхушках трех зеленых листьев хорошо видны многочисленные «бульбочки», служащие для вегетативного размножения (Batygina, Bragina, 1997).

Жизненность новой популяции *H. paludosa*, по-видимому, невысокая, на что указывают ее небольшие размеры. Несомненный интерес представляет дальнейшее наблюдение, для чего на болоте была заложена постоянная площадка. Необходимо исследование близлежащих территорий, поскольку растения этого вида имеют небольшие размеры и могут пропускаться при сборах (Соколов, Филин, 1996).

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность сотрудникам лаборатории бриологии Полярно-Альпийского ботанического сада-института О. А. Белкиной и А. Ю. Лихачеву за консультации и определение мохообразных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев Г. Н., Макарова О. А. (ред.). Редкие и нуждающиеся в охране растения и животные Мурманской области. Мурманск, 1990. 189 с.

Вахрамеева М. Г., Татаренко И. В., Быченко Т. М. Экологические характеристики некоторых видов евразиатских орхидных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. № 4. С. 75—82.

Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Татаренко И. В. и др. Виды евразиатских наземных орхидных в условиях антропогенного воздействия и некоторые проблемы их охраны // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102. № 4. С. 35—43.

Воробьева Е. Г. Флора островов в вершине Кандалакшского залива // Флора и растительность островов Белого и Баренцева морей. Мурманск, 1996. С. 57—89.

Мартыненко В. А. *Orchidaceae* // Флора северо-востока европейской части СССР. Л., 1976. Т. 2. С. 118—133.

Некрасова Т. П. Видовой состав флоры цветковых и высших споровых Лапландского заповедника // Тр. Лапландского гос. заповедника. М., 1960. Вып. 4. С. 127—188.

Орлова Н. И. Сем. Ятрышниковые — *Orchidaceae* // Флора Мурманской области. М.; Л., 1954. Т. 2. С. 214.

Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 214 с.

Раменская М. Л., Андреева В. Н. Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Л., 1982. 435 с.

Смольянинова Л. А. Сем. *Orchidaceae* — Ятрышниковые // Флора европейской части СССР. Л., 1976. Т. 2. С. 10—56.

Соколов Д. Д., Филин В. Р. Определитель сосудистых растений окрестностей ББС МГУ. М., 1996. 170 с.

Anderson J. P. Anderson's flora of Alaska and adjacent parts of Canada. Provo, Utah, 1974. P. 632—642.

Dressler R. L. Die Orchideen. Augsburg, 1996. 394 S.

Ebel F., Muehlberg H. Notizen zur Oekomorphologie von *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze // Flora. 1991. Vol. 185. S. 143—150.

Engelskjon T., Skifte O. The vascular plants of Troms, North Norway. The flora of Troms Fylke // Tromura. 1995. Vol. 80. P. 38—45.

Hultén E. *Orchidaceae* // Flora of Alaska and Yukon. Leipzig, 1942. Vol. 3. P. 467—495.

Hultén E. Atlas of the distribution of vascular plants in NW Europe. Stockholm, 1950. 512 p.

Hultén E., Fries M. Atlas of North european vascular plants. Königstein, 1986. Bd 1. S. 538—588.

Kotiranta H., Uotila P., Sulkava S., Peltonen S.-L. (eds). Red Data Book of East Fennoscandia. Helsinki, 1998. 351 p.

Kuitunen M., Kuitunen T. Ecological comparison of a threatened and an abundant orchid species (*Dactylorhiza incarnata* and *D. maculata*) in Finland // Aquilo, Ser. Bot. 1994. Vol. 33. P. 63—68.

Lid J., Lid D. T. *Orchidaceae* // Norsk flora. Oslo, 1994. P. 723—741.

Luer C. A. The native orchids of the United States and Canada excluding Florida. N. Y., 1975. 350 p.

Moore D. M. *Hammarbya* O. Kuntze // Flora Europaea. Cambridge, 1980. Vol. 5. P. 350.

Reinhard H. R., Goelz P., Peter R., Wildermuth H. Die Orchideen der Schweiz und angrenzender Gebiete. Egg, 1991. 348 p.

Stace C. *Orchidaceae* // Field flora of the British Isles. Cambridge, 1999. P. 675—692.

Stewart J. The conservation of European orchids // Nature and Environment. Council of Europe. 1992. Vol. 57. P. 5—64.

SUMMARY

A new locality of a rare orchid species *Hammarbya paludosa* is described. It seems to be one of the northernmost populations of this species in Russia. Some notes on surrounding vegetation and population characteristics are given.

УДК 581.9 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 11

© В. А. Сагалаев,[1] В. Д. Бочкин[2]

К АДВЕНТИВНОЙ ФЛОРЕ Г. ВОЛГОГРАДА И ВОЛГОГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

V. A. SAGALAEV, V. D. BOCHKIN. ON ADVENTIVE SPECIES IN THE FLORA OF VOLGOGRAD AND VOLGOGRAD REGION

[1] Волгоградский педагогический университет
400005 Волгоград, пр. Ленина, 27
E-mail: egf@vspu.ru
[2] Главный ботанический сад РАН
127276 Москва, ул. Ботаническая, 4
Поступила 20.12.2000
Окончательный вариант получен 27.02.2002

Приведены сведения о 41 адвентивном виде г. Волгограда и Волгоградской обл. 35 видов являются новыми для флоры области.
Ключевые слова: адвентивная флора, Волгоградская обл.

Адвентивная флора Волгоградской обл. изучена слабо. Отдельные сведения по этому вопросу содержатся лишь в некоторых публикациях (Линд, 1939; Скворцов, 1971; Володина, Макаров, 1982; Сагалаев, 1982, 1988а, б; Мавродиев и др., 1999).

Ниже приводятся находки видов, адвентивный характер которых во флоре региона не вызывает сомнений. Гербарные образцы собранных видов, кроме специально отмеченных в тексте, хранятся на кафедре ботаники Волгоградского педагогического университета (VOLG), а их дублеты переданы в Ботанический институт им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE) и Главный ботанический сад (ГБС) РАН (MHA). Звездочкой помечены виды, новые для адвентивной флоры области.

**Acalypha austrâlis* L. На центральной набережной г. Волгограда, 5 X 1988, 4—6 IX 1989, В. Сагалаев; Центральный р-н г. Волгограда, возле пединститута, 17 X 1990, он же; на цветнике у планетария в Центральном р-не г. Волгограда, 27 IX 1992, он же; у ж.-д. вокзала в г. Волжском, 8 X 1988, он же. В настоящее время — обычное сорное растение цветников в большинстве районов города и крупных населенных пунктов области. В сходных условиях *A. australis* обнаружена и в средней полосе Европейской России (Александрова и др., 1989). Для области вид не указан (Гельтман, 1996).

**Aegilops cylindrica* Host. Г. Волгоград, пустырь за пос. Металлургов у Волги, 24 VI 1979, В. Макаров (MHA); по откосу ж.-д. полотна у восточного макросклона Мамаева кургана в г. Волгограде, 13 VI 1980, 22 VI 1990, В. Сагалаев; Среднеахтубинский р-н, вдоль шоссе Краснослободск — Средняя Ахтуба в северной части Волго-Ахтубинской поймы, 23 VI 1997, он же; сбитый песчаный склон Ергеней близ Сарепты на южной окраине Волгограда, 25 VI 1998, он же; Суровикинский р-н, по склону у дороги на берегу Цимлянского водохранилища к северу от станицы Суворовской, 15 VII 1998, он же; Ольховский р-н, по склону долины р. Иловли южнее с. Каменный Брод, 25 VI 1997, он же. Повсюду обитает на антропогенно трансформированных местообитаниях и несомненно является у нас заносным видом. В области ранее указывался лишь для станицы Цимлянской на границе с Ростовской обл. (Флеров, 1935). Из Астраханской обл. и Калмыкии находки эгилопса как будто отсутствуют, хотя он несомненно там будет обнаружен; ближайшие его местонахождения находятся на территории Ростовской обл. (Пашков, 1985). Как редкий заносный вид *A. cylindrica* отмечен в окр. Саратова (Рожевиц, 1928; Конспект..., 1983).

**Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle. Г. Волгоград, близ ж.-д. ст. Горная Поляна, множество 2—3-летних сеянцев, 8 IX 1990, В. Сагалаев; у здания ж.-д. вокзала «Сарепта», 22 VII 1993, В. Бочкин, Г. Ильминских (MHA). Изредка культивируется

в южных районах Волгоградской городской агломерации и проявляет явную тенденцию к одичанию и натурализации. На территории Ростовской обл. этот вид также нередко размножается самосевом и дичает (Огородников, 1984); в качестве адвентивного растения отмечен и в дельте Волги (Лосев и др., 1998); как одичавшее нами наблюдался в 1987 и 1999 гг. в г. Астрахани.

**Allium proliferum* (Moench) Schrad. ex Willd. Г. Волгоград, Красноармейский р-н, вдоль дороги в пос. Сарепта, 30 VI 1988, В. Бочкин, В. Сагалаев, М. Полонская (МНА); г. Михайловка, вдоль заборов на восточной окраине города, 2 VII 1989, В. Сагалаев.

**A. ramosum* L. (*A. odorum* L.). Г. Волгоград, Дзержинский р-н, в посадках сосны по склону долины р. Царицы на западной окраине города, 23 VII 1999, В. Сагалаев. Вероятный источник заноса — близлежащие дачи, где *A. ramosum* нередко культивируется.

Alopecurus myosuroides Huds. На Центральной набережной г. Волгограда, 8 IX 1989, В. Сагалаев; здесь же, 22 VI 1990, В. Бочкин, В. Сагалаев (МНА). Позднее зарегистрирован здесь не был. Другие сборы этого вида из региона нам не известны.

Ambrosia artemisiifolia L. Впервые указан для Центрального р-на г. Волгограда как редкий заносный вид А. К. Скворцовым (1971). Позднее был обнаружен в устье р. Бузулука на северо-западе региона (Сагалаев, 1982). Зарегистрирован и в южной части Волгоградской городской агломерации. В настоящее время этот опасный карантинный сорняк стал довольно обычным компонентом адвентивной флоры урбаноценозов городов Волгограда и Волжский, освоив сорные и рудеральные местообитания вдоль транспортных артерий, в жилых и промышленных зонах. Кроме того, *A. artemisiifolia* встречается и в естественных сообществах — на лугах в северной и северо-западной части области — в поймах Хопра (от г. Урюпинска до Кумылженской), Бузулука (от г. Новоаннинска до устья), на всем протяжении долины р. Терсы; отдельные популяции вида встречены и в пойме р. Медведицы (города Жирновск, Михайловка). Повсюду амброзия полыннолистная поселяется первоначально вдоль дорог и скотопрогонных тропинок, а затем внедряется в луговые фитоценозы, которые подвергаются перевыпасу. При этом, в отличие от урбаноценозов, где *A. artemisiifolia* нередко является эфемерофитом, появившись на лугу, вид прочно закрепляется в его растительном покрове, являясь своеобразным индикатором его антропогенной трансформированности.

A. psilostachya DC. Руднянский р-н, выпасаемый пойменный луг в долине р. Медведицы у с. Митякино, 22 VII 1987, В. Сагалаев; Подтелковский р-н, песчаный аллювий р. Хопёр у станицы Слащевской, 16 VII 1989; В. Бочкин, М. Полонская (МНА); г. Урюпинск, сорное на улицах, 26 X 1990, В. Сагалаев; Нехаевский р-н, правобережье р. Хопёр, на окраине хут. Захопёрский, 27 X 1990, он же; Нехаевский р-н, степной выпасаемый склон балки у хутора Суховский-1 СВ станицы Нехаевской, 27 VIII 1999, В. Сагалаев, А. Скворцов, Д. Матвеев. Впервые в пределах области вид был обнаружен в устье р. Бузулука у станицы Алексеевской (Сагалаев, 1982). С тех пор *A. psilostachya* медленно, но неуклонно расширял свой ареал и в настоящее время, как показывают наблюдения, встречается по всей долине Хопра и в нижнем течении Бузулука, а также появился на р. Медведице. Вид является корнеотпрысковым многолетником, способен к активному вегетативному размножению и захватыванию новых местообитаний. Освоение им выпасаемых степных и лугово-степных склонов в Захопёрье, зафиксированное во время последнего обследования, свидетельствует о значительной потенциальной опасности биологического «загрязнения» степных и лесостепных ценозов северо-запада региона. Следует ожидать дальнейшей экспансии вида и появлению его в других пунктах области.

A. trifida L. Берег Волгоградского водохранилища у дачного пос. Винновка на северной окраине г. Волгограда, 27 VIII 1980, В. Сагалаев; Камышинский р-н, подножие «Столбичей» близ с. Щербаковки на берегу Волгоградского водохранилища,

6 VII 1983, он же; Новоаннинский р-н, обочина шоссе Новоаннинск—Алексеевская у хутора Дурновского, 29 VII 1987, он же; Алексеевский р-н, вдоль заборов в станице Усть-Бузулукской на правобережье р. Хопёр, 10 VIII 1990, он же; Нехаевский р-н, в хуторе Захопёрском у станицы Правоторовской, 2 X 1990, он же; г. Урюпинск, на ж.-д. полотне, 11 IX 1991, он же; Кумылженский р-н, левобережье Хопра, у станицы Кумылженской, 22 VIII 1999, В. Сагалаев, А. Скворцов, Д. Матвеев. Вид впервые указан для области А. К. Скворцовым (1971) по сборам Н. Галковского для г. Новоаннинска на Бузулуке. В настоящее время *A. trifida* стала обычным рудеральным видом в большинстве северо-западных районов области. В долинах Хопра, Бузулука и Волги этот вид проникает и в пионерные пойменные группировки, нигде, однако, не достигая высокой численности.

**Anisantha sterilis* (L.) Nevski. В парке на Центральной набережной г. Волгограда, изредка, 12 VI 1989, 25 VI 1999, В. Сагалаев. Для области не указан (Цвелев, 1974, 1976). Ближайшие достоверные находки известны из южной части Ростовской обл. (Пашков, 1985). В качестве заносного вид отмечен во многих других областях России: Ленинградской (Цвелёв, 1988), Нижегородской (Лукина, 1989), Московской (Игнатов и др., 1990), Калининградской (Гуджинскас, 1991), Ивановской (Борисова, 1993), Смоленской (Третьяков, 1996), а также на Дальнем Востоке (Нечаева, 1984) и в Удмуртии (Туганаев, Пузырев, 1988).

**Bryonia alba* L. Ольховский р-н, совхоз «Октябрьский», среди зарослей *Salix alba* L. и *Ulmus laevis* Pall., 12 VIII 1981, В. Сагалаев; Подтелковский р-н, правобережье Хопра, дубняк в долине р. Раствердяевки у хутора Шакин, 15 VII 1989, В. Бочкин, М. Полонская (МНА). Факт натурализации в естественных сообществах отмечен впервые.

**Catalpa bignonioides* Walt. Г. Волгоград, набережная возле речного вокзала, среди посадок *Ulmus pumila*, 23 VIII 1992, В. Бочкин, В. Еглик, В. Сагалаев, Д. Третьяков (МНА). В условиях Волгограда этот вид широко культивируется, но до сих пор случаев самосева зарегистрировано не было.

**Cotinus coggygria* Scop. Г. Волгоград, вдоль ж.-д. полотна у Мамаева кургана, 4 V 1990, В. Бочкин, В. Сагалаев. Фактов самосева и натурализации вида в пределах региона ранее не отмечалось.

**Crambe pontica* Stev. ex Rupr. (*C. maritima* L. s. l.). На ж.-д. путях станции Сарепта Красноармейского р-на г. Волгограда, 28 V 1996, 17 VII 1997, В. Сагалаев. Местонахождение вида уничтожено в ходе строительных работ.

**Datura meteloides* DC. С. Рахинка Среднеахтубинского р-на, сорное, 1 XI 1988, В. Сагалаев; левобережье Волги напротив г. Волгограда; г. Краснослободск, 13 X 1992, он же. Культивируется в качестве декоративного и проявляет тенденцию к одичанию, но семена вызревают и перезимовывают, по-видимому, не каждый год. На Нижней Волге это растение испытывалось как перспективный источник алкалоидов еще в 30-е годы (Сухоруков, Бородулина, 1932), но случаев его натурализации у нас зафиксировано не было. В области в настоящее время достоверно известно 2 вида дурмана: *D. meteloides* и *D. stramonium* L. (последний — как редкое сорное и рудеральное растение почти по всей области, кроме Заволжья). *D. tatula* L. пока не отмечен, но исключить его нахождение у нас, хотя бы в культуре, нельзя.

**Commelina communis* L. Центральный р-н г. Волгограда, на цветочных клумбах на пр. Ленина, 18 VIII 1985, 30 VIII 1989, В. Сагалаев. Источник заноса — теплицы и парники треста «Зеленое хозяйство» г. Волгограда, где это растение было встречено в изобилии (11 VII 1986, В. Сагалаев). Этот тропический сорняк в последние годы был зарегистрирован во многих регионах Европейской России: Воронежской обл. (Протопопова, 1976), Чувашии (Димитриев, Ильминских, 1979), Удмуртии (Пузырев, 1985; Туганаев, Пузырев, 1988), в С.-Петербурге (Третьяков, 1996).

**Eleusine indica* (L.) Gaertn. На ж.-д. полотне к югу от ж.-д. ст. Волгоград-1, 22 VII 1989, В. Бочкин (МНА). Новость для флоры области и очень интересная

находка, которую пока не удалось повторить. Этот заносный южноазиатский вид известен из Северного Кавказа и Западного Закавказья (Цвелев, 1976; Цвелев, Бочкин, 1992; Третьяков, 1996), из Узбекистана (Никитин, 1983) и Туркмении (Никитин, Гельдиханов, 1988). В более северных и западных регионах *E. indica* зарегистрирован на Украине (Мосякін, Шевера, 1993), в Удмуртии (Пузырев, 1993) и в С.-Петербурге (Попов, 1998).

**Euphorbia cyparissias* L. Красноармейский р-н г. Волгограда, в трещинах бетонных плит Волго-Донского канала, 19 VI 1994, В. Сагалаев. Растение культивируется во многих пунктах города в качестве декоративного, однако факт его натурализации у нас отмечен впервые.

**Euphorbia maculata* L. (*Chamaesyce maculata* (L.) Small). Г. Волгоград, центральная набережная, в трещинах бетонных плит, 5 IX 1983, В. Сагалаев; на центральной лестнице Мамаева кургана, 10 X 1985, он же. В настоящее время стал самым обычным видом в центральном р-не г. Волгограда. Новость для флоры города и области. Цитируемые образцы фиксируют начальную фазу заноса вида из более южных регионов. Известен из Западного Закавказья (Проханов, 1949), Краснодара (Цвелев, Бочкин, 1992) и с юго-запада Украины (Дубина, Протопопова, 1984). Как редкий заносный вид *E. maculata* отмечен в Минске (Третьяков, 1990) и на Дальнем Востоке (Басаргин, 1982; Нечаева, 1984).

**Gleditsia triacanthos* L. Г. Волгоград, Дзержинский р-н, вдоль ж.-д. полотна у пос. Разгуляевка, 16 VII 1990, В. Сагалаев; здесь же, у ж.-д. платформы Мамаев курган, 25 VIII 1992, В. Бочкин, В. Сагалаев, Д. Третьяков, В. Еглик (MHA). В условиях Волгоградской городской агломерации вид широко культивируется и очень часто дичает.

**Grindelia squarrosa* (Pursh) Dun. Г. Волгоград, по ж.-д. полотну близ ж.-д. ст. Волгоград-2, 23 VIII 1992, В. Бочкин, В. Сагалаев, Д. Третьяков, В. Еглик (MHA); у ж.-д. платформы «Бакинская» южнее Мамаева кургана, 21 VII 1993, В. Бочкин, Г. Ильминских (MHA); близ ж.-д. ст. Сарепта на юге Волгограда, 27 VII 1995, В. Сагалаев; Ольховский р-н, вдоль дороги и на эродированных степных склонах к северу от ж.-д. ст. Зензеватка, 21 VI 1997, он же; Камышинский р-н, вдоль дороги и лесопосадок на южной окраине г. Камышина, 18 VII 1997, 19 VIII 1999, он же. Этот североамериканский вид как заносное растение известен на Украине (Протопопова, 1973; Білик, Ткаченко, 1977; Протопопова, Ткаченко, 1979; Кондратюк и др., 1985), в Белоруссии (Третьяков, 1990), на Северном Кавказе (Игнатов, Макаров, 1988), в Удмуртии (Пузырев, 1985); отмечен и в Московской обл. (Дейстфельдт, 1990).

**Grossularia reclinata* (L.) Mill. Камышинский р-н, опушка дубняка в пойме р. Щербаковки у с. Щербаковки, 22 VI 1985, В. Сагалаев; г. Волгоград, у ж.-д. вокзала Волгоград-1, 8 VI 1990, В. Бочкин, В. Сагалаев (MHA).

Halimodendron halodendron (Pall.) Voss. Даниловский р-н, близ центральной усадьбы совхоза «Белые Пруды», 16 VI 1991, В. Сагалаев; Новоаннинский р-н, вдоль железной дороги между ж.-д. ст. Кумылга и Панфилово, 27 VII 1995, он же; Ленинский р-н, вдоль дороги в пойме Ахтубы у с. Колобовки, 14 VIII 1997, он же. В настоящее время чингиль серебристый наблюдается почти во всех районах г. Волгограда, став частым компонентом урбанофлоры. Обычные его местообитания — склоны балок, оврагов, волжские берега, опушки лесонасаждений, обочины дорог, преимущественно в местах близкого залегания грунтовых вод. Нахождение *H. halodendron* в сельских районах области позволяет прогнозировать дальнейшую экспансию вида и превращение его в трудноискоренимый сорняк, особенно в Волго-Ахтубинской пойме. В сходных условиях недавно зарегистрирован и в окр. г. Саратова (Бояков и др., 1995; Березуцкий, 1998). В астраханской части Волго-Ахтубинской поймы, по нашим наблюдениям, чингиль нередко образует массовые заросли и вместе с *Elaeagnus angustifolia* L. выступает в качестве доминанта в своеобразных древесно-кустарниковых сообществах на слабо засоленных почвах незатапливаемых участков поймы.

**Helianthus subcanescens* (A. Gray) E. E. Wats. Волго-Ахтубинская пойма, восточная окраина г. Краснослободска, сорное по краю поля, 30 IX 1989, В. Сагалаев; с. Масловка Среднеахтубинского р-на к востоку от г. Краснослободска, 29 IX 1992, он же; сорное близ Волго-Донского канала в Красноармейском р-не г. Волгограда, 12 VIII 1994, он же. Вид полностью натурализовался и проявляет явную тенденцию к расселению; в отличие от *H. tuberosus* L. формирует вполне зрелые плоды (цветет на 2—3 недели раньше) и распространяется в новые местообитания еще и семенами. Замечен также в северной части астраханского Заволжья: по краю орошаемого поля к северу от г. Ахтубинска, 23 IX 1992, В. Сагалаев. В последние годы отмечен уход из культуры и дичание этого вида во многих других районах области.

**Hordeum leporinum* Link. (*H. murinum* L. subsp. *leporinum* (Link.) Arcang.). Г. Волгоград, в парке по склону на Центральной набережной, 14 VI 1983, В. Сагалаев; южная окраина г. Волгограда, по дну Чапурниковской балки, 14 VI 1994, он же; склоны Ергеней над Сарептой в Красноармейском р-не г. Волгограда, 14 VI 1994, он же. В настоящее время вид обычен по всему городу и во многих пунктах Волго-Ахтубинской поймы.

**Kickxia elatine* (L.) Dumort. (*K. caucasica* (Muss.-Puschk. ex Spreng.) Kuprian.). На орошаемых дачных участках в долине р. Чира на западной окраине г. Суровикино, 25 VIII 1998, В. Сагалаев. Сорный вид, широко распространен на Северном Кавказе (Галушко, 1980) и в Ростовской обл. (Зозулин, 1985).

Lepidotheca suaveolens (Pursh) Nutt. На ж.-д. ст. Волгоград-1, 22 VII 1989, В. Бочкин, В. Сагалаев; здесь же, 29 VI 1990, В. Сагалаев. В северных и центральных районах области вид собирался неоднократно, для г. Волгограда приводится впервые.

**Linum usitatissimum* L. Г. Волгоград, на ж.-д. ст. Волгоград-1, 22 VII 1989, В. Бочкин, В. Сагалаев. Ранее для области, по-видимому, никем не отмечался.

**Malus prunifolia* (Willd.) Borkh. Серафимовичский р-н, Арчадино-Донские пески, 18—20 км к востоку от хутора Клетско-Почтовского, у дороги среди бугристых песков близ лимана М. Орловский, 4 VII 1989, В. Бочкин, Г. Клинкова (МНА). Случай дичания этого растения в пределах региона зафиксирован впервые.

**Nitrosalsola nitraria* (Pall.) Tzvel. (*Salsola nitraria* Pall.). Южная часть г. Волгограда, Красноармейский р-н, у ж.-д. ст. Сарепта, 10 IX 1998, В. Сагалаев. Вид свойствен пустынным регионам Прикаспия, Средней и Центральной Азии (Цвелёв, 1996а); на Нижней Волге довольно редок и был известен до сих пор только в ее южной части (Ильин, 1930).

**Padellus mahaleb* (L.) Vass. (*Cerasus mahaleb* (L.) Mill.). Г. Волгоград, Центральный р-н, в зарослях кустарников у стадиона, 23 VII 1989, В. Бочкин (МНА). Культивируется и дичает.

**Padus serotina* (Ehrh.) Agardh. Г. Волгоград, Центральный р-н, устье р. Царицы (Пионерки) у впадения в Волгу, 23 VIII 1992, В. Бочкин, В. Еглик, В. Сагалаев, Д. Третьяков (МНА). Изредка культивируется и дичает.

**Phytolacca americana* L. Г. Волгоград, Кировский р-н, под пологом байрачного леса и по его опушкам близ ж.-д. ст. Горная Поляна, 8 IX 1990, В. Сагалаев. Вид полностью натурализовался, популяция возобновляется семенами. Факты дичания и натурализации данного вида зафиксированы в Приазовском р-не Ростовской обл. (Степнин, 1984) и на Северном Кавказе (Галушко, 1978; Никитин, 1983).

**Ptelea trifoliata* L. Подтёлковский р-н, в подлеске пойменного леса «Дуброва» близ хутора Шакина, 14 VII 1987, В. Бочкин, М. Полонская (МНА).

**Puccinellia hauptiana* V. Krecz. Г. Волгоград, сорное в Центральном р-не, 12 VIII 1998, В. Сагалаев. Ранее вид для флоры области известен не был (Маевский, 1964; Цвелёв, 1974, 1976; Пашков, 1985).

**Salsola paulsenii* Litv. (*S. pellucida* Litv.). Ж.-д. ст. Волгоград-1, 14 IX 1995, В. Сагалаев; вдоль ж.-д. полотна на окраине г. Волжского, 3 IX 1997, он же; вдоль

шоссе Волгоград — Капустин Яр, 3 VIII 1998, он же. Это характерное растение песчаных пустынь Северного Прикаспия и Средней Азии (Цвелёв, 1996б) в последнее время отмечается в качестве заносного вдоль транспортных путей. В качестве адвентивного *S. paulsenii* зарегистрирована в г. Москве (Игнатов и др., 1990).

**Sclerochloa dura* (L.) Beauv. Г. Котельниково, вдоль дорог и тропинок, 28 V 1985, В. Васильева; Светлоярский р-н, вдоль ж.-д. полотна у пос. Соляной, 22 V 1994, В. Сагалаев; в дачном пос. Винновка на северной окраине г. Волгограда, 26 V 2001, Н. Володина. Редкий заносный злак, ранее в составе флоры области не отмечавшийся. Ближайшие достоверно известные местонахождения — в Ростовской обл. (Пашков, 1985) и Ставропольском крае (Иванов, 1997).

**Sedum reflexum* L. Г. Волгоград, вдоль ж.-д. полотна близ платформы «Мамаев курган», 4 V 1990, В. Бочкин, В. Сагалаев; здесь же, 25 VI 1992, В. Сагалаев.

**Senecio viscosus* L. У ж.-д. ст. Волгоград-1, 22 VII 1989, В. Бочкин, В. Сагалаев; г. Волгоград, вдоль ж.-д. полотна у платформы «Бакинская», 25 VIII 1992, В. Бочкин, В. Еглик, Д. Третьяков (MHA); у ж.-д. ст. Волгоград-2, 13 VII 1993, В. Сагалаев. Широко распространен во многих областях нечерноземной и черноземной зон Восточной Европы (Кондратюк и др., 1985; Туганаев, Пузырев, 1988, и др.). Для нашего региона вид прежде не отмечался (Конечная, 1994).

**Solanum cornutum* Lam. (*S. rostratum* Dun.). Г. Волгоград, близ ж.-д. ст. Сарепта, 22 VII 1993, В. Бочкин, Г. Ильминских (MHA); здесь же, 10 IX 1998, В. Сагалаев. Первые находки этого карантинного растения в пределах Волгоградской обл. В более южных районах — Калмыкии и Астраханской обл. вид давно стал массовым сорняком (Бочкин и др., 1996).

**Solanum schultesii* Opiz (*S. decipiens* Opiz). Левый берег р. Ахтубы у с. Киляковки близ г. Волжского, 12 X 1989, В. Сагалаев; г. Волгоград, правый берег Волги близ речного порта, 23 VIII 1992, В. Бочкин, Д. Третьяков, В. Сагалаев, В. Еглик (MHA); левобережье Волги напротив центральной набережной г. Волгограда, 29 IX 1992, В. Сагалаев. Впервые приводится для флоры области, равно как и всей Нижней Волги (Пояркова, 1981). Обнаружен также в дельте Волги: Астраханская обл., Наримановский р-н, склоны бэровского бугра юго-восточнее с. Линейного, 18 VIII 1993, Г. Клинкова, В. Сагалаев, И. Шанцер (MHA).

Кроме того, в ходе полевых исследований в пределах Волгоградской городской агломерации отмечено дичание и уход из культуры целого ряда культивируемых видов, которые встречены в основном по железной дороге, а также на свалках и в мусорных местах. Приводим их обобщенный список: *Brassica napus* L., *Cerasus tomentosa* (Thunb.) Wall., *Coreopsis tinctoria* Nutt., *Cotoneaster lucidus* Schlecht., *Cucumis sativus* L., *Gaillardia pulchella* Foug., *Iberis umbellata* L., *Ipomoea hederacea* (L.) Jacq., *I. purpurea* (L.) Roth, *Melo sativus* Sager. ex M. Roem., *Nicotiana rustica* L., *Padus virginiana* (L.) Mill., *Physalis alkekengi* L., *Prunus divaricata* Ledeb., *Raphanus sativus* L., *Solanum melongena* L., *Sorghum bicolor* (L.) Moench, *S. saccharatum* (L.) Moench, *Tagetes patula* L., *Vitis labrusca* L., *V. vinifera* L.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 98-04-49431).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова К. И., Маевский В. В., Швецов А. Н., Шереметьева И. С. Acalypha australis L. в средней полосе европейской части СССР // Биол. науки. 1989. № 8. С. 61—62.

Басаргин Д. Д. Адвентивные виды рода *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) на Дальнем Востоке // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 1. С. 112—114.

Березуцкий М. А. Новые и редкие виды флоры Саратовской обл. (Prov. Saratov) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103. Вып. 6. С. 58—59.

Білик Г. І., Ткаченко В. С. Нове місцезростання *Grindelia squarrosa* (Pursch.) Dunal. на Україні // Укр. бот. журн. 1977. Т. 34. № 1. С. 92—93.

Борисова Е. А. О новых заносных видах растений Ивановской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 1. С. 130—134.

Бочкин В. Д., Клинкова Г. Ю., Сагалаев В. А., Скворцов А. К., Шанцер И. А. О находках новых и редких для Нижнего Поволжья растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 5. С. 87—91.

Бояков М. Х., Потапова Г. В., Маевский В. В. Адвентивные виды во флоре Саратовской области // Проблемы сохранения разнообразия природы степных и лесостепных регионов: Матер. Росс.-Укр. науч. конфер., посвящ. 60-летию Центрально-Черноземного заповед., пос. Заповедный, Курская обл., 22—27.05.1995 г. М., 1995. С. 146—147.

Володина Н. Г., Макаров В. В. Редкие и новые виды во флоре Волгоградской области // Флора степей и полупустынь (на примере Нижнего Поволжья). Волгоград, 1982. С. 51—55.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов-на-Дону, 1978. Т. 1. 320 с.; 1980. Т. 3. 328 с.

Гельтман Д. В. Сем. *Euphorbiaceae* Juss. — Молочайные // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 256—287.

Гуджинскас З. А. Дополнение к адвентивной флоре Калининградской области. Семейство *Poaceae* // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 10. С. 1441—1450.

Дейстфельдт Л. А. Grindelia squarrosa — новый адвентивный вид для флоры Московской области // Бюл. Главн. бот. сада. М., 1990 (обл. 1989). Вып. 154. С. 45.

Димитриев А. В., Ильминских Н. Г. Новые заносные растения во флоре Чувашии // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 7. С. 1007—1008.

Дубина Д. В., Протопопова В. В. Euphorbia maculata L. — новый для флори Україні вид // Укр. бот. журн. 1984. Т. 41. № 3. С. 33—36.

Зозулин Г. М. Сем. *Scrophulariaceae* Juss. — Норичниковые // Флора Нижнего Дона: определитель. Ч. 2 / Под ред. Г. М. Зозулина и В. В. Федяевой. Ростов-на-Дону, 1985. С. 24—40.

Иванов А. Л. Конспект флоры Ставрополья. Ставрополь, 1997. 156 с.

Игнатов М. С., Макаров В. В. Grindelia squarrosa (*Compositae*) — новый вид для Северного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 4. С. 106—107.

Игнатов М. С., Макаров В. В., Чичев А. В. Конспект флоры адвентивных растений Московской области // Флористические исследования в Московской обл. М., 1990. С. 5—105.

Ильин М. М. Сем. *Chenopodiaceae* — Маревые // Флора Юго-Востока Европейской части СССР. Л., 1930. Вып. 4. С. 123—239.

Кондратюк Е. Н., Бурда Р. И., Остапко В. М. Конспект флоры юго-востока Украины. Сосудистые растения. Киев, 1985. 272 с.

Конечная Г. Ю. Род Крестовник — *Senecio* L. // Флора европейской части СССР. СПб., 1994. Т. 7. С. 52—63.

Конспект флоры Саратовской области / Под ред. А. А. Чигуряевой. Ч. 1—4. Саратов, 1977—1983.

Кусков А. Э., Бурда Р. І. Знахідка *Datura meteloides* DC. — нового для флори УРСР виду // Укр. бот. журн. 1989. Т. 46. № 2. С. 64—65.

Линд А. Э. Сорная растительность Сталинградской области. Сталинград, 1939. 103 с.

Лосев Г. А., Янс Л., Пилипенко В. П., Люкайкин В. А. Флора дельты Волги. RIZA report N 98.026, Лелистад/Астрахань, 1998. 128 с.

Лукина Е. В. Об адвентивных видах флоры Горьковской области // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР: Матер. совещ. М., 1989. С. 77—78.

Мавродиев Е. В., Сагалаев В. А., Матвеев Д. Е. К флоре Волгограда и его окрестностей // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 139—143.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд., испр. и доп. / Под общ. ред. Б. К. Шишкина. Л., 1964. 880 с.

Мосякін С. Л., Шевера М. В. Eleusine Gaertn. (*Poaceae*, *Cynodonteae*) — новый адвентивний рід флори Україні // Укр. бот. журн. 1993. Т. 50. № 1. С. 94—97.

Нечаева Т. И. Адвентивная флора Приморского края // Комаровские чтения. Владивосток, 1984. Вып. 31. С. 46—88.

Никитин В. В. Сорные растения флоры СССР. Л., 1983. 454 с.

Никитин В. В., Гельдиханов А. М. Определитель растений Туркменистана. Л., 1988. 680 с.

Огородников А. Я. Сем. *Simaroubaceae* DC. — Симарубовые // Флора Нижнего Дона: определитель. Ч. 1 / Под ред. Г. М. Зозулина и В. В. Федяевой. Ростов-на-Дону, 1984. С. 223.

Пашков Г. Д. Сем. *Poaceae* Barnhart (*Gramineae* Juss.) — Злаковые // Флора Нижнего Дона: определитель. Ч. 2 / Под ред. Г. М. Зозулина и В. В. Федяевой. Ростов-на-Дону, 1985. С. 177—217.

Попов В. И. О новых и редких для Северо-Западной России видах адвентивных растений, найденных в Санкт-Петербурге // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 2. С. 139—147.

Пояркова А. С. Сем. *Solanaceae* Juss. — Пасленовые // Флора европейской части СССР. Л., 1981. Т. 5. С. 179—201.

Протопопова В. В. Адвентивні рослини лісостепу і степу Україні. Київ, 1973. 192 с.

Протопопова В. В. Сем. *Commelinaceae* R. Br. — Коммелиновые // Флора европейской части СССР. Л., 1976. Т. 2. С. 219—220.

Протопопова В. В., Ткаченко В. С. Історія та прогноз поширення *Grindelia squarrosa* (Pursch) Dunal. // Укр. бот. журн. 1979. Т. 36. № 5. С. 457—461.

Проханов Я. И. Род Молочай — *Euphorbia* L. // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 14. С. 304—495.
Пузырев А. Н. Дополнение к адвентивной флоре Удмуртии // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 2. С. 268—281.
Пузырев А. Н. Новые находки адвентивных злаков (*Poaceae*) в Удмуртии (Россия) // Укр. бот. журн. 1993. Т. 50. № 3. С. 128—130.
Рожевиц Р. Ю. Сем. *Gramineae* Juss. — Злаки // Флора Юго-Востока европейской части СССР. Л., 1928. Вып. 2. С. 75—256.
Сагалаев В. А. О некоторых редких растениях флоры Волгоградской области // Флора степей и полупустынь (на примере Нижнего Поволжья). Волгоград, 1982. С. 55—63.
Сагалаев В. А. К флоре степей правобережной части Волгоградской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988а. Т. 93. Вып. 3. С. 104—113.
Сагалаев В. А. О некоторых новых, редких и малоизвестных видах флоры Волгоградской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988б. Т. 93. Вып. 4. С. 99—106.
Скворцов А. К. Материалы к флоре Волгоградской области // Флора и растительность европейской части СССР / Тр. Бот. сада МГУ. М., 1971. Вып. 7. С. 35—68.
Степнин Г. И. Сем. *Phytolaccaceae* R. Br. — Лаконосные // Флора Нижнего Дона: определитель. Ч. 1 / Под ред. Г. М. Зозулина и В. В. Федяевой. Ростов-на-Дону, 1984. С. 63.
Сухоруков К. Т., Бородулина Н. А. К азотистому обмену алкалоидных растений // Тр. по лекарств. и аромат. раст. Саратов, 1932. Т. 1. С. 53—63.
Третьяков Д. И. Новые и редкие виды сосудистых растений для флоры Белоруссии // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 2. С. 255—266.
Третьяков Д. И. О новых и редких видах адвентивных растений для города Смоленска, Ленинградской области и Краснодарского края // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 5. С. 82—90.
Туганаев В. В., Пузырев А. Н. Гемерофиты Вятско-Камского междуречья. Свердловск, 1988. 128 с.
Флеров А. Ф. Растительный покров // Доно-Цимлянский песчаный массив. Вып. 1 / Тр. Донск. опыт. станции по виноград. и виноделию. Ростов-на-Дону, 1935. Т. 3. С. 126—160.
Цвелёв Н. Н. Сем. *Poaceae* Barnh. (*Gramineae* Juss. nom. altern.) — Злаки // Флора европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. С. 117—368.
Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.
Цвелёв Н. Н. О некоторых видах растений из европейской части СССР и Дальнего Востока // Новости систематики высших растений. Л., 1988. Т. 25. С. 183—190.
Цвелёв Н. Н. Род Селитрянница — *Nitrosalsola* Tzvel. // Флора Восточной Европы. СПб., 1996а. Т. 9. С. 87—88.
Цвелёв Н. Н. Род Солянка — *Salsola* L. // Флора Восточной Европы. СПб., 1996б. Т. 9. С. 80—83.
Цвелёв Н. Н., Бочкин В. Д. О новых и редких для Краснодарского края адвентивных растениях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 5. С. 99—106.

SUMMARY

The information about the occurrence of 41 species of adventive plants in Volgograd and Volgograd Region. 35 species are recorded as new ones for the region.

КОЛЛЕКЦИИ

УДК 2.2 + 572.225(477)

© Л. И. Крицкая, Н. М. Федорончук, М. В. Шевера

ТИПЫ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *LILIACEAE* S. L. В ГЕРБАРИИ ИНСТИТУТА БОТАНИКИ ИМ. Н. Г. ХОЛОДНОГО НАН УКРАИНЫ (KW)

L. I. KRYTZKA, N. M. FEDORONCHUK, M. V. SHEVERA. COLLECTION OF TYPES OF *LILIACEAE* S. L. SPECIES KEPT IN THE HERBARIUM OF THE M. G. KHOLODNY INSTITUTE OF BOTANY, NAS OF UKRAINE (KW)

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины
01601 Киев-1, ул. Терещенковская, 2
Тел. (38-044) 235-2038, факс (38-044) 224-1064
E-mail-1: inst@botan.kiev.ua; e-mail-2: shevera@mail.ru
Поступила 28.11.2000
Окончательный вариант получен 23.05.2002

Проведена типификация и составлен список типовых образцов (голотип, изотип, лектотип, неотип) видов сем. *Liliaceae* s. l., хранящихся в Гербарии Института ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины (KW).

Ключевые слова: тип вида, голотип, лектотип, неотип, *Liliaceae*, Гербарий Института ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины (KW).

В Гербарии Института ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины (KW) с 1999 г. проводится изучение типов видов, описанных с территории Украины. В статье приводится список хранящихся в KW типовых образцов (27) видов сем. *Liliaceae* s. l., описанных с территории Украины и из других регионов. Для каждого вида указываются литературная цитата, категория типа, фамилия исследователя, выделившего лектотип или неотип в гербарии, оригинальный текст гербарной этикетки и критические заметки (в случае необходимости).

Liliaceae Adans.

Allium L.

1. *A. albiflorum* Omelcz. 1962, Укр. бот. журн. 19, 2 : 19; Омельч. 1979, во Фл. Европ. части СССР, 4 : 268.

Holotypus: «Крымская обл., Ялтинский р-н, гора Ай-Петри, яйла, у подножия зубцов северной стороны, 18 VI 1959, Н. Глаголева» (KW).

2. *A. auctum* Omelcz. 1962, Укр. бот. журн. 19, 2 : 22; Омельч. 1979, во Фл. Европ. части СССР, 4 : 275.

Holotypus: «Крымская обл., Судакский р-н, Карадаг, гора Святая, лес на вершине горы, 24 V 1941, М. Котов» (KW).

3. *A. condensatum* Turcz. 1854, Bull. Soc. Nat. Moscou, 27, 2 : 121; Введ. 1935, во Фл. СССР, 4 : 182; Череп. 1995, Сосуд. раст. Росс. и сопред. госуд.: 11.

Isotypus: «In pratis Mongoliae Chinensis. 1831» (KW).

4. *A. flavescens* Bess. 1822, Enum. Pl. Volhyn. : 56; Омельч. 1979, во Фл. Европ. части СССР, 4 : 272.

Lectotypus (Shevera, hoc loco): «*Allium flavescens* Bess. Podolia» (KW).

5. *A. monadelphum* Less. ex Kunth., 1843, Enum. Pl. 4 : 393; Введ. 1935, во Фл. СССР, 4 : 189; Череп. 1995, Сосуд. раст. Росс. и сопред. госуд.: 12.

Isotypus: «*M. sabinenses*» (KW).

6. *A. pervestitum* Klok. 1950, во Фл. УРСР, 3 : 406, 110; Омельч. 1979, во Фл. Европ. части СССР, 4 : 268.

Holotypus: «Солонці в заплавині р. Молочної проти села Мордвиновки Якимівський р-н, Зап. обл., 19 V 1932, Г. Білик» (KW).

7. *A. scythicum* Zoz, 1936, Уч. зап. Харк. ун-ту, 4 : 65; Омельч. 1979, во Фл. Европ. части СССР, 4 : 269.

Neotypus (Krytzka, hoc loco): «Херсонская обл., Аскания-Нова, Успенская степь, под Джамбек, 22 VI 1931, М. Дика» (KW).

Примечание. Процитированный в протологе тип: «р-п „Червоний Чабан", „Солоний Під", на південь від заповідника „Чаплі", 2 VI 1932, М. Клоков», хранившийся в Гербарии Харьковского университета (CWU), отсутствует, вероятно утрачен.

8. *A. sphaeropodum* Klok. 1950, во Фл. УРСР, 3 : 405, 137; Омельч. 1979, во Фл. Европ. части СССР, 4 : 270.

Holotypus, isotypus: «Молдавська АСРР. Черв. Окнянський р., с. Артирівка, вапнякові відслонення (сармат), по б. Городинці, 13 VII 1934, G. Kleopow» (KW) (Sub *Allium flavum* L. (verum!)).

9. *A. ursinum* L. subsp. *ucrainicum* Kleop. ex Oxner, 1935, в Списке Росл. Герб. Фл. УРСР, № 37 : 10. — *A. ucrainicum* (Kleop. ex Oxner) Bordz. 1950, во Фл. УРСР, 3 : 143; Череп. 1995, Сосуд. раст. Росс. и сопред. госуд.: 15, pro syn. *A. ursinum* L.

Holotypus: «Київська обл., Смілянський район, с. Сунки, в грабовій діброві, 17 V 1924, Ю. Клеопов» (KW).

10. *A. volhynicum* Bess. 1814, Cat. Pl. Hort. Cremen., Suppl., 3 : 2; Омельч. 1979, во Фл. Европ. части СССР, 4 : 273, pro syn. *A. strictum* Schrad.

Lectotypus (Fedoronchuk, hoc loco): «*Allium volhynicum* nobis in saxosis Cremenec» (KW).

Asparagus L.

1. *A. brachyphyllus* Turcz. 1840, Bull. Soc. Nat. Moscou, 1 : 78; Череп. 1995, Сосуд. раст. Росс. и сопред. госуд.: 66.

Isotypus: «In China boreali. Legit Kuznetsoff. 1831» (KW).

Colchicum L.

1. *C. fominii* Bordz. 1936, Feddes Repert. 40 : 373; Бордз. 1950, во Фл. УРСР, 3 : 77; Цвел. 1979, во Фл. европ. части СССР, 4 : 220.

Neotypus (Krytzka, hoc loco): «Одеська обл., Великомихайлівський район, посадка біля с. Гребенники, 19 IX 1999, С. Дятлов» (KW).

Примечание. Вид описан из окр. с. Гребенники, ранее входившего в состав Молдавской ССР: «Habitat in decliviis stepposis in districtu Tiraspolensi reipublicae Moldavicae haud procul a pago Grebenniki. A cl. Burczak-Abramowicz repertum est.». Этот же образец цитируется Е. Бордзиловским во «Флоре УРСР» (1950, цит. соч.): «Одеська обл., Великомихайлівський р-н, близько Гребенників, на степовому схилі в долині р. Кучургана в окол. Кардамичевого (Бурчак-Абрамович)». На данный экземпляр ссылается и Н. Н. Цвелёв во «Флоре европейской части СССР» (1979, 4 : 220). В настоящее время в Гербарии KW типовой образец отсутствует, возможно утерян.

Gagea Salisb.

1. *G. artemczukii* A. Krasnova, 1972, Укр. бот. журн. 29, 2 : 204; Краснова, 1987, в Опред. высш. раст. Укр.: 395.

Holotypus: «Запорізька обл., степові ділянки вздовж дороги Токмак—Мелітополь (окол. с. Долинівки), 25 IV 1969, А. Краснова» (KW).

2. *G. granulosa* Turcz. 1854, Bull. Soc. Nat. Moscou, 27, 2 : 112; Гроссг. 1935, во Фл. СССР, 4 : 71; Череп. 1995, Сосуд. раст. Росс. и сопред. госуд.: 584.

Isotypus: «Tomsk, in pratis, 1837» (KW).

3. *G. hypanica* Sobko, 1971. Укр. бот. журн. 29, 4 : 438; Давлианидзе, 1979, во Фл. Европ. части СССР, 4 : 230.

Holotypus: «Околиці м. Миколаїв (с. Старі Водопої), на степовому схилі, 3 IV 1968, V. Sobko» (KW).

4. *G. littoralis* Artemcz. 1940, Журн. Ін-ту. бот. АН УРСР, 23 (31) : 63; Давлианидзе, 1979, во Фл. европ. части СССР, 4 : 230, pro syn. *G. dubia* Terracino.

Holotypus: «Дніпропетровська обл., Бердянський р-н, Бердянська коса, ракушнякові схили, 23 IV 1937, Артемчук» (KW).

5. *G. maeotica* Artemcz. 1940, Журн. Ін-ту. бот. АН УРСР, 23 (31) : 61; Давлианидзе, 1979, во Фл. европ. части СССР, 4 : 226.

Lectotypus (Fedoronchuk, hoc loco): «Дніпропетровська обл., окол. м. Бердянська. Далекі Макорти. Глинясті схили до господарства РВК, 8 V 1938, leg. Артемчук» (KW).

Примечание. На одном из типовых экземпляров имеется Notae criticae: «Topotypus *Gagea maeotica* Artemczuk. 28 XII 1992. Teste I. Levichev».

6. *G. novoascanica* Klok. 1974. Нов. сист. высш. и низш. раст.: 98; Mosyakin et Fedoronchuk, 1999, Vasc. Pl. Ukr.: 37.

Holotypus, isotypus: «Херсонська обл., Голопристанський р-н, Чорноморський заповідник. Урочище Ягорлицький кут, 25 IV 1970, В. Протопопова, О. Мринський» (KW).

7. *G. pineticola* Klok. 1936, Уч. зап. Харк. ун-ту, 4 : 63; Давлианидзе, 1979, во Фл. европ. части СССР, 4 : 228.

Neotypus (Shevera, hoc loco): «Харківська обл., Зміївський р-н, с. Тросне, Сосновий бір по р. Мжа, 18 IV 1949, М. Клоков» (KW).

Примечание. Цитируемый в протологе М. И. Клоковым тип вида: «Харків, ст. Мерефа Півд. зал. У малому борі по краю галявини коло озерця, 05 V 1935, CWU» так же, как и исследованные им образцы, хранившиеся в Гербарии Харьковского университета (CWU), отсутствуют, вероятно утрачены. Неотип вида выбран из коллекции М. Клокова в Гербарии KW.

8. *G. praeciosa* Klok. 1956, во Фл. УРСР, 3 : 405, 188; Давлианидзе, 1979, во Фл. европ. части СССР, 4 : 228.

Holotypus: «УССР. Окр. г. Глухова, с. Годунівка, уроч. Килинів Кущ. Схили прав. бер. р. Ясмень, рендзини, 22 IV 1944, Д. Сакало» (KW).

9. *G. tesquicola* A. Krasnova, 1972, Укр. бот. журн., 29, 2 : 200; Давлианидзе, 1979, во Фл. европ. части СССР, 4 : 228, pro syn. *G. pusilla* (F. W. Schmidt) Schult. et Schult fil. subsp. *tesquicola* (A. Krasnova) Davlianidze.

Holotypus: «Запорізька обл., Якимівський р-н, Алтагір. Степовий схил до лиману Молочного, 19 IV 1969, А. Краснова» (KW).

10. *G. ucrainica* Klok. 1926, Укр. бот. журн. 3 : 16, Давлианидзе, 1979, во Фл. европ. части СССР, 4 : 225.

Holotypus: «местн. Купянский у., окр. города Купянска, пески в бору, 08 IV 1915, М. Клоков» (KW).

Muscari Mill

1. *M. dolioliforme* Sobko, Укр. бот. журн. 1971, 28, 4 : 439; Мякушко, 1987, Опред. высш. раст. Укр.: 398, pro syn. *M. neglectum* Guss.

Holotypus: «Миколаївська обл., Первомайський р-н, с. Мигія. На гранітних відслоненнях, 12 V 1968, V. Sobko» (KW).

Ornithogalum L.

1. *O. erubescens* Bess. 1822, Enum. Pl. Volhyn.: 45. — *Gagea erubescens* (Bess.) Schult. et Schult. fil. 1829, in Roem. et Schult. Syst. Veg., 7, 1 : 545; Давлианидзе, 1979, во Фл. Европ. части СССР, 4 : 226.

Lectotypus, isotypus (Fedoronchuk, hoc loco): «E Podolia» (KW).

2. *O. melancholicum* Klok. ex A. Krasnova, 1970, Укр. бот. журн. 27, 5 : 650—651; Агапова, 1979, во Фл. европ. части СССР, 4 : 246.

Holotypus: «Запорожская обл., окр. Бердянска, Дальние Макорты. Степные склоны, 22 V 1969, А. Краснова» (KW).

Polygonatum L.

1. *P. macropodum* Turcz. 1832, Bull. Soc. Nat. Moscou, 5 : 205.

Holotypus: «In montosis lapidosis Chinae borealis» (KW).

Примечание. В протологе указано: «In rupibus Chinae borealis prope oppidum Kalgan. Junio m. lectum». В Гербарии LE (как в коллекции типов, так и в гербарии растений сектора Центральной Азии) нам не удалось обнаружить типовых образцов вида. Не указан он и в недавно опубликованном «Каталоге...» (2000).

Plecostygma Turcz. ex Trautv.

1. *P. pauciflorum* Turcz. ex Trautv. 1844, in Trautv. Pl. Imag. Descr. Fl. Russ. Ill. 1 : 8, tab. 2; Гроссг. 1935, во Фл. СССР, 4 : 111, pro syn. *Gagea pauciflora* Turcz. ex Ledeb. (sine auct. Ledeb.); Череп., 1995, Сосуд. раст. Росс. и сопред. госуд.: 585, pro syn. *Gagea pauciflora* Turcz. ex Ledeb.

Isotypus: «Ojok, 1929, legit cl. Basmin. Renutt» (KW).

Veratrum L.

1. *V. oxysepalum* Turcz. 1840, Bull. Soc. Nat. Moscou, 1 : 79; Кузен. 1935, во Фл. СССР, 4 : 14; Череп. 1995, Сосуд. раст. Росс. и сопред. госуд.: 601.

Holotypus: «Tigil in Kamczatka. Renutt» (KW).

Примечание. В протологе указано: «Prope Tigil in Kamczatka». В Гербарии LE (как в коллекции типов, так и в гербарии растений сектора Сибири) типовые образцы отсутствуют. Здесь хранится только 2 образца из locus classicus, однако они собраны значительно позже даты описания вида: «Тигил, Камчатка, 1848 15 VIII. Dr. Левицкий»; «г. Тигил, 1 VIII 1910».

Благодарности

Авторы благодарны А. К. Сытину (БИН РАН, С.-Петербург) за помощь в получении протологов некоторых видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бордзіловський Є. І. Рід Пізноцвіт — *Colchicum* L. // Флора УРСР. Киев, 1950. Т. 3. С. 74—79.

Каталог типовых образцов сосудистых растений Центральной Азии, хранящихся в Гербарии Ботанического института имени В. Л. Комарова (LE) / Под ред. В. И. Грубова. СПб., 2000. 235 с.

Омельчук-Мякушко Т. Я. Род Лук — *Allium* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 261—275.

Цвелёв Н. Н. Род Безвременник — *Colchicum* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 218—220.

SUMMARY

The list of vascular plants species of *Liliaceae* Juss. s. l. in the KW Herbarium is presented. The following data are provided: the original nomenclatural citation, a category of the type (holotype, lectotype, isotype, neotype) kept.

УДК 58.006:681.3 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 11

© А. А. Прохоров

ОБЕСПЕЧЕНИЕ ОТКРЫТОГО ДОСТУПА К ИНФОРМАЦИИ О КОЛЛЕКЦИОННЫХ ФОНДАХ БОТАНИЧЕСКИХ САДОВ

A. A. PROKHOROV. PROVISION OF OPEN ACCESS TO THE INFORMATION ON COLLECTION FUNDS OF BOTANICAL GARDENS

Ботанический сад Петрозаводского государственного университета
185640 Петрозаводск, пр. Ленина, 33
Факс: (8142) 711000
E-mail: alpro@onego.ru
Поступила 06.05.2002

Основной целью проекта по созданию Информационно-поисковой системы (ИПС) «Ботанические коллекции России и сопредельных государств» является создание доступного для широкого круга ботаников источника информации по коллекциям ботанических садов России. Сущность проекта состоит в сопряженном развитии локальных систем регистрации и интегрированных информационных систем. К концу 2001 г. в ИПС включены данные о 34 000 таксонах, представленных не менее чем 88 400 записями в коллекциях 88 интродукционных пунктов России и сопредельных государств. В процессе выполнения проекта были выявлены проблемы идентификации растений в коллекциях ботанических садов. В связи с этим осуществляется полная номенклатурная ревизия всех поступающих данных. Материалы проекта представлены на сайтах http://media. karelia.ru/~gardends/look/, http://hortus.karelia.ru/com/soft.htm.

Ключевые слова: ботанические сады, информационно-поисковые системы, базы данных, сосудистые растения.

Главная задача публикации — привлечь внимание широкого круга ботаников к доступному источнику информации о коллекциях ботанических садов России и некоторых сопредельных государств, созданному в Ботаническом саду Петрозаводского ун-та.

В приложениях к «Декларации конгресса ботанических садов в Гран-Канарии» (The Gran..., 2000) указывается на: 1) необходимость завершения регистрации мирового растительного разнообразия; 2) создание комплексной интерактивной информационной системы для обработки и создания баз данных по распределению растительного разнообразия в природе, его современному состоянию, использованию и мерам защиты на охраняемых территориях и в коллекциях. В настоящее время в коллекциях ботанических садов содержится около 80 000 видов сосудистых растений, т. е. около 30 % от их общей численности (Barthlott et al., 1999). Ботанические исследования и работа по сохранению биоразнообразия ex situ требуют хорошей информированности специалистов с целью координации их деятельности для достижения максимальной эффективности.

Реальные информационные ресурсы в области формирования информационных систем по коллекционным фондам ботанических садов были созданы благодаря усилиям авторов локальных баз данных на «BG-Base» [http://www.rbge.org.uk/BG-BASE/], «BG-recorder» (Смирнов и др., 1997), «Systax» [http://www.biologie.uni-ulm.de/systax/infgard/bg_qfrme.html] (Stützel, 2001), «Brahms» [http://storage.plants.ox.ac.uk/brahms/] и «Калипсо» (Нестеренко и др., 1997), объединяющих своих пользователей в информационной сети.

Информационно-поисковая система «Ботанические коллекции России и сопредельных государств» (ИПС) является наиболее полным и общедоступным источником информации по коллекциям ботанических садов и арборетумов России. Она позволяет получать по Интернету [http://media.karelia.ru/~gardens/look] сведения о представленности видов в коллекциях, способствует развитию связей между садами для обмена растениями и совместных научных исследований, а также привлекает дополнительные средства для развития ботанических садов. Обобщение данных позволяет анализировать процесс интродукции растений на значительной территории. ИПС помогает планировать проведение сравнительных исследований в различных интродукционных пунктах и определять оптимальные источники для мобилизации исход-

ного материала. При этом вместо обращения к огромному количеству каталогов появляется возможность одновременного доступа к обновляемой информации по десяткам садов. Пользователь ИПС может получить подробные данные об интересующем ботаническом саде (адрес, телефоны, факсы, электронная почта, web-сайты).

В основу проекта положен принцип сопряженного развития локальной системы регистрации ботанических коллекций и интегрированной ИПС. Еще в 1979 г. была предпринята попытка создания Информационно-поисковой системы, содержащей развернутые сведения по коллекциям растений в ботанических садах СССР (Кузьмин и др., 1979). Первоначально информация собиралась путем анкетирования и обработки информации получаемой от ботанических садов параллельно с созданием «Каталога культивируемых древесных растений России» (1999). Позднее, отдельным разделом были внесены в ИПС сведения по декоративным травянистым растениям (Каталог..., 1997). С 2001 г. ботанические сады начали предоставлять данные о своих коллекциях в форматах локальных систем регистрации коллекционных фондов, в частности «Калипсо», что резко упростило механизм подключения данных к ИПС.

В основу разработанной нами программы «Калипсо» (Прохоров и др., 2001) для регистрации ботанических коллекций положен «Международный переводной формат для записей ботанических садов» — ITF-1 (The International..., 1987), ставший основой для большинства современных СУБД ботанических коллекций (BG-Base, BG-recorder). Другими стандартами передачи данных в ИПС служат стандартный каталог bases «Калипсо» и текстовый вариант списка таксонов. «Калипсо» написана на FOXPRO 2.6 для операционных систем Windows 3.1x и Windows 95/98. В настоящее время при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-07-90375) начата разработка нового поколения программы для современных операционных систем и быстродействующих компьютеров. Свободное получение и обновление «Калипсо» возможно с помощью сайта http://hortus.karelia.ru/com/soft.htm.

Применение «Калипсо» при работе с ИПС заключается в подключении таксонов из текстового файла в определенном формате. Поступающие от ботанических садов списки таксонов могут несколько отличаться от входного формата «Калипсо». Поэтому основная задача — приведение поступающих каталогов в стандартный формат и чтение программы «Калипсо». Если в ботаническом саду уже используется наша программа, то это значительно упрощает дело. Файлы могут быть присланы в электронном виде и быстро подключены к общей базе. При этом становятся возможными проверка данных на непротиворечивость, слияние повторяющихся высших таксонов, корректировка таксономии. Затем информация выводится в выходную форму «каталог», которая содержит сведения о таксонах и ботанических садах. Эта форма является входной формой для программы на языке Perl, которая загружает информацию в набор данных сервера MySQL.

Html-интерфейс ИПС (Прохоров, Нестеренко, 2001) максимально доступен для неподготовленных пользователей. Поиск ведется по ключевому слову, которое может стоять в разных местах названия растения. В настоящий момент реализованы и представлены посетителям сайта 2 системы поиска для основной части ИПС: 1-я — по ключевому слову, 2-я — по таблице. Первая система поиска работает по одному введенному образцу (причем можно начать с любой ступеньки таксономической иерархии). Поиск является иерархическим: пользователь последовательно проходит таксономические ступени до вида, а затем только «попадает» в ботанические сады, где культивируются эти виды. В дальнейшем возможен просмотр всей коллекции конкретного сада. Поиск по таблице позволяет ввести сразу несколько ключевых слов для каждого вида, причем можно сразу искать несколько таксонов. Но при этом вы лишаетесь иерархического поиска. Для обеих систем поиска можно задать параметры: искать с начала слов или по совпадению образца с любой частью искомого слова, а также можно установить возможность поиска независимо от регистра, точнее она уже установлена по умолчанию, когда вы входите на страницу. Для англоязычной

версии русские названия культиваров транслитерируются латинскими буквами специальной программой.

В настоящее время ИПС содержит сведения о 34 000 таксонов, представленных не менее чем 88 400 записями в коллекциях 88 интродукционных пунктов России и сопредельных государств. В это число входит 5870 таксонов, культивируемых в оранжереях. 825 редких видов растений представлены в коллекциях 61 ботанического сада России и 21 сада сопредельных государств.

Современные информационные технологии, возможно, приведут к постепенному отмиранию некоторых классических изданий ботанических садов — каталогов и списков семян. Подобные издания становятся недостаточно удобны для работы в связи с незначительной широтой информационного охвата и низкой скоростью распространения.

Рост числа информационных систем по коллекциям ботанических садов предполагает необходимость их объединения в рамках одного из глобальных проектов по информационной поддержке изучения и сохранения биоразнообразия, например, «Species 2000» [http://www.sp2000.org/] или «International Checklist of Plants Cultivated in Botanic Gardens» (Создание..., 2001).

В Интернете широко представлены ботанические сады данных различной направленности, существенно облегчающие работу ботаника (Остроумова и др., 2000). Наиболее полезным для пользователей ИПС по коллекциям ботанических садов следует считать «Международный индекс названий [http://www.ipni.org/]», базирующийся на «Index Kewensis». Он позволяет осуществить сверку данных, представленных в ИПС, с общепринятыми номенклатурными данными. Это особенно актуально, поскольку в процессе выполнения нашего и аналогичных проектов были выявлены проблемы идентификации растений в коллекциях ботанических садов. Нередко трактовка вида в первоисточниках не соответствует современному пониманию таксонов. К сожалению, в поступающих сведениях имеется много опечаток, что снижает впечатление от пользования ИПС. Ряд таксономических расхождений непреодолим в принципе (в основе их несходство точек зрения на объем и положение видов у разных авторов), однако была выработана общая рекомендация по приведению номенклатуры в соответствие с данными общедоступной сетевой версии «Index Kewensis». Итогом проводимой номенклатурной ревизии будет наполнение ИПС синонимами. В качестве систематической основы в ИПС используется система А. Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1986; Takhtajan, 1997).

Таким образом, в течение ряда лет нами реализуется стратегия информационной поддержки сохранения коллекционных фондов ботанических садов России, заключающаяся в сопряженном развитии локальных систем регистрации и интегрированных информационных систем, дополненных сетевыми таксономическими ресурсами.

В базе данных НТЦ «Информрегистр» созданная ИПС зарегистрирована под № 0229905526, а СУБД «Калипсо» под № 0229804173.

Работы выполняются при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 00-07-90281).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Каталог культивируемых древесных растений России / Под ред. Ю. Н. Карпуна, Сочи—Петрозаводск, 1999. 173 с.

Каталог цветочно декоративных травянистых растений ботанических садов СНГ и стран Балтии / Под ред. Р. А. Карписоновой. Минск, 1997. 475 с.

Кузьмин З. Е., Зайцев Г. Н., Сорокин С. В. Методические указания по учету коллекционных растений ботанических садов СССР с помощью ЭВМ. М., 1979. 50 с.

Нестеренко М. И., Прохоров А. А., Груздева Е. А., Холодкова Е. Ю. «Калипсо» — база данных коллекционных фондов для ботанических садов // Информационный бюл. СБСР и ОМСБСОР. 1997. Вып. 6. С. 53—57.

Остроумова Т. А., Леонов М. В., Пименов М. Г. Таксономические базы данных по ботанике в Интернете // Проблемы создания ботанических баз данных (Рабочее совещание 24—26 октября 2000 г., Новосибирск. Тез. докл.). М., 2000. С. 58—60.

Прохоров А. А., Нестеренко М. И., Андрюсенко В. В. Использование системы «Калипсо» для регистрации коллекционных фондов ботанических садов и гербариев // Hortus botanicus. 2001. Вып. 1. С. 69—77.
Прохоров А. А., Нестеренко М. И. Информационно-поисковая система «Коллекционные фонды ботанических садов» // Hortus botanicus. 2001. Вып. 1. С. 78—85.
Смирнов И. А., Антипова Е. А. Ботанические сады и системы регистрации данных // Информационный бюл. СБСР и ОМСБСОР. 1997. Вып. 6. С. 45—48.
Создание нового списка культивируемых растений в ботанических садах // Информационный бюл. СБСР и ОМСБСОР. 2001. Вып. 12. С. 70.
Тахтаджян А. Л. Высшие таксоны сосудистых растений, исключая цветковые // Проблемы палеоботаники. Л., 1986. С. 137—142.
Barthlott W., Rauer G., Ibisch P. L., Driesch M. von den, *Lobin W.* Biodiversität und Botanische Garten // Botanische Gärten und Biodiversität. Bundesamt für Naturschutz. Bonn, Münster, 1999. S. 1—24. U. 69—70.
Stützel T. Der Verband Botanischer Gärten im deutschsprachigen Raum: Möglichkeiten der Vernetzung // Referate und Ergebnisse des gleichlautenden Workshops in Georgien vom 23—28 Mai 1999 / Ed. M. Von den Driesh, W. Lobin (Bearb.) Bundesamt für Naturshutz. 2001. P. 70—74.
Takhtajan A. L. Diversity and classification of flowering plants. N. Y., 1997. 663 p.
The Gran Canaria Declaration. UK: Botanic Gardens Conservation International. 2000. 4 p.
The International Transfer Format for Botanic Garden Plant Records. Plant Taxonomic Database Standards No. 1. Version 01.00. Hunt Institute for Botanical Documentation, Pittsburgh, U. S. A. IUCN/WWF. 1987. 64 p.

SUMMARY

In view of necessity of registration of the global plants diversity contained in collections of botanical gardens, a number of information system accessible through the Internet now is created. The information searching system «Botanical collections of Russia and adjacent states» (ISS) is created by the Botanical Garden of Petrozavodsk University (BG PetrSU). The essence of the project consists in the connected development of local systems of registration and integrated information systems. For granting the items of information to ISS, botanical gardens can use any of registration systems supporting the International transfer format for botanical garden plant records: «BG-Base», «BG-recorder», «Calypso». The system «Calypso» developed in BG PetrSU is used as a tool for data preparation in ISS. By the end of 2001 the Information-searching system «Botanical collections of Russia in the Internet» (ISS) contained data on 34 000 taxa presented by at least 88 400 records in collections of 88 botanical gardens and arboreta of Russia and adjacent states. This number includes 5870 taxa from greenhouses and 825 rare plant species. The project met the problems of plant identification in collections of botanical gardens. In this connection, the nomenclatural review of all incoming data was started in 2001. The materials of the project are accessible on sites http://media.karelia.ru/~gardens/look/, http://home.onego.ru/~alpro/prokh/publ.htm, http://hortus.karelia.ru/com/soft/htm.

The created ISS is registered in the database «Informregister» under N 0229905526, and «Calypso» under N 0229804173.

The works are carried out with support of the Russian Foundation of Basic Research, project N 00-07-90281.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.316.7:582(476)

© С. А. Дмитриева

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *RANUNCULACEAE* ФЛОРЫ БЕЛОРУССИИ

S. A. DMITRIEVA. CHROMOSOME NUMBERS OF *RANUNCULACEAE* SPECIES OF THE BYELORUSSIAN FLORA

Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Белоруссии
Минск, ул. Академическая, 27, fax (+375 17) 284 18 53
Поступила 15.05.2002

Приведены числа хромосом (2n) для 21 вида растений сем. *Ranunculaceae* флоры Белоруссии.
Ключевые слова: число хромосом (2n), *Ranunculaceae*, Белоруссия.

Anemonoides nemorosa (L.) Holub, **2n = 30.** Могилевская обл., Осиповичский р-н, 2 км к Ю от д. Усциж, дубрава злаковая, 1992, № 2121, Дмитриева, Третьяков. **2n = 28, 31.** Минская обл., Минский р-н, о. п. Садовый, березняк орляково-черничный, 1983, № 490-1, Козловская. **2n = 32.** Минская обл., Минский р-н, окр. д. Векшичи, ельник кисличный, 1991, № 2000, Дмитриева.

Batrachium aquatile (L.) Dumort., **2n ~ 48.** Гомельская обл., Лоевский р-н, 1.5 км к С от д. Бывальки, злаково-осоковый луг, 1993, № 2436, Дмитриева.

B. trichophyllum (Chaix) Bosch, **2n = 48.** Минская обл., Смолевичский р-н, окр. д. Шабуни, р. Уша, 1987, № 1283, Дмитриева, Козловская. Брестская обл., Барановичский р-н, 1 км к З от д. Тартаки, по берегу р. Лахозва, 1984, № 88, Дмитриева.

Caltha palustris L., **2n = 32.** Витебская обл.: Лепельский р-н, Березинский биосферный заповедник, 15 км к ЮВ от д. Крайцы, злаково-осоковый луг в пойме р. Березины, 1987, № 1265, Дмитриева, Игнатенко; Верхнедвинский р-н, западное побережье оз. Лисно, черноольшаник ирисовый, 1986, № 644, Дмитриева; Городокский р-н, северо-западное побережье оз. Ромашково, по краю озера, 1985, № 251, Дмитриева. Брестская обл., Лунинецкий р-н, 18 км к ЮЗ от д. Кожан-Городок, злаково-осоковый луг в пойме р. Припять, 1984, № 124, Дмитриева. Гродненская обл., Ивьевский р-н, 4 км к З от д. Морино, понижение в сероольшанике кисличном, 1985, № 322, Дмитриева. Могилевская обл., Осиповичский р-н, 2 км к ЮВ от д. Липень, понижение в дубраве снытевой, 1992, № 2114, Дмитриева, Третьяков. Гомельская обл., Лоевский р-н, 3 км к Ю от д. Бывальки, злаково-осоковый ценоз в пойме р. Днепр, 1993, № 2449, Дмитриева. **2n = 56,** Минская обл., Минский р-н, 1 км к В от д. Вендзелево, злаково-осоковый луг в пойме р. Свислочь, 1991, № 2007, Дмитриева. Витебская обл.: Лепельский р-н, Березинский биосферный заповедник, 2 км к Ю от д. Крайцы, Пострежское лесничество, кв. 537, понижение в березняке приручейно-травяном, 1986, № 729, Дмитриева; Россонский р-н: 2 км к СВ от д. Ножницы, сероольшаник ирисовый, 1986, № 684, Дмитриева; западное побережье оз. Нещердо, понижение в ельнике кисличном, 1986, № 664, Дмитриева; Верхнедвинский р-н, северное побережье Освейского оз., черноольшаник крапивный, 1986, № 627, Дмитриева. Могилевская обл., Осиповичский р-н, д. Липень, по ручью, 1992, № 2103, Дмитриева. Брестская обл., Барановичский р-н, 1 км к З от д. Тартаки, осоковое

болото в пойме р. Лахозва, 1984, № 84, 91, Дмитриева. **2n ~ 56,** Брестская обл., Пружанский р-н, восточное побережье оз. Паперня, черноольшаник крапивный, 1984, № 30, Дмитриева. Минская обл., Пуховичский р-н, окр. ж.-д. ост. пункта Веленский, злаково-осоковый ценоз, 1991, № 2009, Дмитриева. Гродненская обл., Слонимский р-н, окр. д. Альбертин, черноольшаник осоковый, 1984, № 53, Дмитриева. **2n ~ 59,** Минская обл., Пуховичский р-н, окр. ж.-д. ост. пункта Веленский, злаково-осоковый ценоз, 1991, № 2010, Дмитриева.

Consolida regalis S. F. Gray, **2n = 16.** Гродненская обл., Гродненский р-н, окр. д. Осочники, залежь на обочине дороги, 1985, № 369, Дмитриева.

Hepatica nobilis Mill., **2n = 14.** Витебская обл., Лепельский р-н, Березинский биосферный заповедник, 3 км к СВ от д. Рожно, Рожнянское лесничество, кв. 246, 1988, № 1682, Дмитриева.

Pulsatilla pratensis (L.) Mill., **2n = 16.** Гродненская обл., Сморгонский р-н, 2 км к С от д. Жодишки, сосняк вересковый, 1974, № 5, Дмитриева, Козловская.

Ranunculus acris L., **2n = 14.** Витебская обл., Березинский биосферный заповедник: 5 км к ЮЗ от д. Крайцы, злаково-осоковый луг в пойме р. Березины, 1987, № 1203, Дмитриева, Игнатенко; 3 км к С от д. Домжерицы, сосняк орляковый, 1985, № 57, Дмитриева; 1 км к ЮЗ от д. Домжерицы, злаково-разнотравный ценоз по краю сероольшаника, 1987, № 1126, 1136, 1442, Дмитриева; 7 км к Ю от д. Крайцы, залежь на месте отселенной д. Пострежье, 1987, № 1152, Дмитриева; окр. д. Бедин, Рожнянское лесничество, кв. 126, обочина дороги в осиннике кисличном, 1987, № 1171, Дмитриева, Игнатенко. Брестская обл.: Барановичский р-н, 2 км к Ю от д. Колбовичи, злаково-разнотравный луг в пойме ручья, 1997, № 2623, 2624, Дмитриева; Пружанский р-н, Ружанское лесничество, кв. 41, на дороге в дубраве снытевой, 1984, № 20, Дмитриева; Ивацевичский р-н, 3 км к СЗ от д. Подгорное, 1997, № 2653, Дмитриева. **2n = 14 + 1-4, 6B.** Витебская обл., Верхнедвинский р-н, окр. д. Сарья, злаково-разнотравный ценоз по склону оврага, 1976, № 175-1, Семеренко, Швец.

R. auricomus L., **2n = 32.** Минская обл., Минский р-н, 2 км к В от д. Вендзелево, по краю ельника кисличного, 1988, № 1779, Дмитриева. Могилевская обл., Осиповичский р-н: 1 км к В от д. Липень, Брицаловичское лесничество, кв. 1, 1992, № 2124, Дмитриева, Третьяков; 2 км к ЮВ от д. Липень, злаково-разнотравный ценоз под одиночным дубом, 1992, № 2119, Дмитриева, Третьяков.

R. cassubicus L., **2n = 32.** Минская обл., Узденский р-н, 3 км к ЮЗ от пос. Энергетик, Негорельское лесничество, кв. 80, 1975, № 91, Козловская, Блажевич. Могилевская обл., Осиповичский р-н, Брицаловичское лесничество, кв. 4, дубрава снытевая, 1992, № 2130, 2133, Дмитриева, Третьяков. **2n = 32, 32 + 1B,** Могилевская обл., Осиповичский р-н: 1 км к З от д. Усциж, злаково-разнотравный луг, 1992, № 2120, Дмитриева, Третьяков; Брицаловичское лесничество: кв. 1, липняк снытевый, 1992, № 2123, Дмитриева, Третьяков; кв. 4, дубрава снытевая, 1992, № 2126, Дмитриева, Третьяков.

R. bulbosus L., **2n = 16.** Брестская обл., Брестский р-н, 2 км к ЮЗ от д. Томашовка, злаково-разнотравный луг, 1994, № 2490, Дмитриева, Третьяков.

R. flammula L., **2n = 32.** Брестская обл.: Дрогичинский р-н, окр. д. Огдемер, мелиоративная канава, 1983, № 32, Дмитриева; Лунинецкий р-н, 1.5 км к С от д. Лунин, злаково-осоковый луг в пойме р. Припять, 1984, № 106, Дмитриева. Гомельская обл. Лоевский р-н, 3 км к СВ от д. Тясны, злаково-осоковый ценоз в межгривном понижении в пойме р. Днепр, 1993, № 2392, Дмитриева.

R. lanuginosus L., **2n = 28.** Гродненская обл., Слонимский р-н, окр. д. Альбертин, черноольшаник снытевый, 1984, № 58, Дмитриева. Минская обл., Минский р-н, 3 км к СЗ от д. Слободщина, понижение в ельнике кисличном, 1985, № 147, Дмитриева.

R. lingua L., **2n = 28.** Витебская обл., Городокский р-н, побережье оз. Тиосто, по ручью, 1985, № 268, Дмитриева. Брестская обл., Лунинецкий р-н, 18 км к ЮЗ от д. Кожан-Городок, мелиоративная канава, 1984, № 143, Дмитриева.

R. polyanthemos L., **2n = 16.** Витебская обл., Верхнедвинский р-н, 5 км к З от д. Суколи, северное побережье Освейского оз., березняк орляковый, 1986, № 592, Дмитриева. Минская обл.: Минский р-н: 2 км к СВ от автостанции Ангарская, опушка сосняка мшистого, 1987, № 1514, Дмитриева, Козловская; Колодищанское лесничество, кв. 18, обочина дороги в сосняке вересковом, 1987, № 1522, Дмитриева, Козловская; Молодечненский р-н, окр. д. Векшичи, злаково-разнотравный ценоз, 1987, № 1700, Дмитриева; Вилейский р-н, окр. д. Роговичи, злаково-разнотравный ценоз, 1987, № 1379, Дмитриева, Козловская; Смолевичский р-н, 4 км к Ю от д. Пекалин, березняк орляковый, 1980, № 148, Дмитриева, Козловская; окр. г. п. Логойск, злаково-разнотравный ценоз по краю сосняка черничного, 1991, № 2003, Дмитриева. Гомельская обл.: Лоевский р-н, 3 км к СВ от д. Тясны, злаково-разнотравный луг в пойме р. Днепр, 1993, № 2390, Дмитриева; Брагинский р-н, 4 км к Ю от д. Савичи, Савичское лесничество, кв. 77, дубрава орляковая, 1992, № 2274, Дмитриева. Брестская обл., Ивацевичский р-н, 3 км к СЗ от д. Подгорное, злаково-разнотравный ценоз по краю сосняка черничного, 1997, № 2655, Дмитриева.

R. pseudobulbosus Schur, **2n = 16.** Минская обл., г. Вилейка, окр. ж.-д. ст., злаково-разнотравный ценоз, 1989, № 316, Третьяков. Брестская обл., Брестский р-н, 2 км к Ю от д. Томашовка, по краю поля, 1994, № 2515, Дмитриева, Третьяков.

R. repens L., **2n = 32.** Витебская обл.: Верхнедвинский р-н: 5 км к З от д. Суколи, просека в березняке болотно-папоротниковом, 1984, № 590, Дмитриева; Докшицкий р-н, Березинский биосферный заповедник, 3 км к Ю от д. Угольцы, откос мелиоративной канавы, 1986, № 527, Дмитриева. Гомельская обл.: Лоевский р-н, 3 км к Ю от д. Жиличи, злаково-разнотравный ценоз в пойме р. Днепр, 1993, № 2360, Дмитриева; Брагинский р-н, окр. д. Лубеники, ситниково-осоковый луг, 1997, № 2914, Дмитриева. Брестская обл., Лунинецкий р-н, 14 км к ЮЗ от д. Кожан-Городок, разнотравно-злаково-осоковый луг в пойме р. Припять, 1984, № 176, Дмитриева.

R. reptans L., **2n = 32.** Витебская обл., Браславский р-н, северное побережье оз. Северный Волос, песчаная отмель, 1983, № 679, Вынаев, Дмитриева.

R. sceleratus L., **2n = 32.** Минская обл., 2 км к В от г. п. Логойск, ключевое болото на береговом склоне р. Гайны, 1979, № 90, Дмитриева, Козловская.

Thalictrum flavum L., **2n = 84.** Брестская обл., Лунинецкий р-н, 2 км к С от д. Лунин, злаково-осоковый луг в пойме р. Припять, 1984, № 111, Дмитриева.

T. lucidum L., **2n = 28.** Витебская обл.: Лепельский р-н, Березинский биосферный заповедник, окр. д. Крайцы, откос Сергучского канала, 1986, № 837, 900, Дмитриева; Браславский р-н, окр. д. Обабье, восточное побережье оз. Северный Волос, под черной ольхой, 1984, № 248, Дмитриева. Гомельская обл., Хойникский р-н, 3 км к ЮВ от д. Глинище, Загальское лесничество, кв. 16, черноольшаник таволговый, 1992, № 2241, Дмитриева.

Процитированные образцы хранятся в Гербарии Института экспериментальной ботаники НАН Белоруссии (MSK).

SUMMARY

Chromosome numbers of 21 species of the family *Ranunculaceae* from Byelorussia are given.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941:002.01:58

© Б. М. Миркин, А. А. Мулдашев, Л. Г. Наумова

А. Я. ГРИГОРЬЕВСКАЯ. ФЛОРА ГОРОДА ВОРОНЕЖА. — ВОРОНЕЖ: ИЗДАТЕЛЬСТВО ВОРОНЕЖСКОГО УНИВЕРСИТЕТА. 2000. — 200 С.

B. M. MIRKIN, A. A. MULDASHEV, L. G. NAUMOVA. A. Ja. GRIGORIEVSKAJA. THE FLORA OF VORONEZH CITY. 2000. 200 P.

Институт биологии УНЦ РАН
Башгоспедуниверситет, Уфа
E-mail: MirkinBM@bsu.bashedu.ru
Поступила 25.06.2001

Города называют «горячими котлами» процесса синантропизации растительности, который является главной составляющей антропогенной эволюции экосистем (Lonsdale, 1999). По этой причине городские флоры — благодатный объект ботанических исследований, интересный теоретически и практически. Растения в городе способны улучшить условия жизни горожан, однако некоторые виды вызывают аллергию.

О роли изучения флоры городов пишет в «Предисловии» к рецензируемой книге ее редактор А. В. Чичев: «Оптимизация городской среды может быть достигнута путем создания устойчивых и продуктивных антропогенных фитоценозов с использованием видов, входящих в состав стихийно сложившихся группировок синантропных растений» (с. 3). Впрочем, не отрицая роли таких группировок, не следует переоценивать их значение. Основу улучшения городской среды составляют культивируемые растения парков, скверов, газонов и т. д., а также лесопарки — останцы естественной природы, включенные в территорию города.

Во «Введении» А. Я. Григорьевская обосновывает принципы отбора видов для включения их во флору. Следует согласиться с автором, что в целях «избежания искусственного увеличения списка городской флоры» следует включать в нее не все интродуценты, а лишь наиболее обычные. В то же время в городскую флору вполне оправданно включать растения «естественно-остаточных рекреаций, адвентивные, „беглецы" из культуры, выросшие из семязачатков или оказавшиеся на городской территории благодаря разным способом миграции» (с. 6). Указано, что территория Воронежа составляет 600 км^2, а население города — 1 млн человек.

В 1-й главе «Краткая история изучения флоры» рассматриваются 3 этапа исследований. Первый — середина XIX в. до 1920-х годов (это в первую очередь работы Н. С. Тарачкова), второй — с 1920 до 1980-х годов (работы Г. Э. Гроссета, Б. Н. Замятина, Б. А. Келлера, С. В. Голицына и др.), третий — с 1980-х годов до наших дней (работы Г. И. Барабаш, Г. М. Камаевой, З. П. Муковниной, А. Я. Григорьевской и др.). Итогом первого этапа был список из 400 видов, итогом третьего — приводимый в рецензируемой книге список из 1246 видов. Итоги выявления флоры на втором этапе автором не подведены.

2-я глава «Биологическая структура и особенности антропогенной трансформации флоры» — центральная в монографии, она занимает более 50 страниц и включает основные теоретические посылки и результаты анализа флоры Воронежа. В составе главы 11 разделов, перечисление которых хорошо раскрывает ее содержание: таксо-

номическая структура флоры; биоморфологический анализ флоры; эколого-фитоценотический анализ флоры; антропотолерантность флоры; активность элементов флоры; адвентивная флора; географический анализ синантропных элементов флоры; редкие и реликтовые элементы флоры; роль транспортных путей в формировании урбанофлоры; флора — индикатор состояния экосистем; ботанические коллекции открытого грунта.

Оценивая многоплановость анализа флоры как достоинство книги, считаем нужным в порядке дискуссии выразить несогласие с некоторыми подходами автора.

1. Неясно, на основе каких критериев виды отнесены к экологическим и эколого-фитоценотическим группам. Сегодня уже очевидно, что наиболее информативным вариантом экологического и эколого-фитоценотического анализа флоры является построение фитосоциологического спектра. Принадлежность видов к ценофлорам разных высших единиц системы Браун-Бланке отражает зональные особенности городской флоры, ее «вертикальную» изменчивость под влиянием местных условий и сукцессионный статус (степень синантропизации, представленность видов разных стадий восстановительных или ретрогрессивных сукцессий). Недавно это было показано Т. Г. Рябовой и Л. М. Ишбирдиной (1996), которые анализировали фитосоциологические спектры городов Республики Башкортостан.

2. При рассмотрении антропотолерантности флоры автор следует А. В. Чичеву (1981).[1] При этом в разделе 2.4, где приводится таблица антропотолерантности флоры г. Воронежа (табл. 5), нет определений разных групп антропотолерантности, что затрудняет понимание использованной системы, в частности, различение видов индигенофитов и апофитов. Определения даны лишь в разделе 2.10, однако они недостаточно четко объясняют использованную систему.

Отсутствует разделение группы адвентивных видов на археофиты и неофиты. Они делятся только по степени натурализации (эфемерофиты, колонофиты, эпекофиты). Возможно, автору следовало бы использовать систему классификации адвентивных видов, которая легла в основу анализа «Флоры Липецкой области» (1996), редактором которой был В. Н. Тихомиров, безусловно, один из наиболее ярких флористов России конца XX в. В рецензируемой книге нет ссылки на эту работу, хотя флора Липецкой обл. близка к флоре Воронежа.

3. При анализе активности видов использованы 2 пересекающиеся системы, одна из которых основана на частоте встречаемости видов вообще (редко, единично, часто, обильно, спорадически), а другая — на аналогичных категориях для «повсеместных» видов (обычно, часто, умеренно, редко, обильно). Заметим, что большинство отечественных флористов, исключая В. В. Акатова (1999), прошли мимо простой, информативной и формализованной системы «активности» видов, которая предложена I. Hanski (1982). Четыре категории (см. таблицу), формирующие ряд активности «центральные—горожане—сельские—спутники», вполне достаточны, чтобы отразить разнообразие роли видов в составе любой флоры.

4. Система из 30 антропогенных экотопов — чрезмерно дробная. Даже по характеру распределения по ним видов разных групп антропотолерантности очевидно, что целесообразно объединить экотопы «городских парков» и «скверов», «трещин в асфальте» и «трещин в фундаменте зданий», «городские „мусорки"» и «несанкционированные мусорные места». При уменьшении числа экотопов картина распределения по ним видов станет более четкой и легче воспринимаемой.

5. Возможно, следует показывать кривыми соотношение фитоценотических групп изучаемых флор (рис. 6), в этом случае более уместны столбчатые диаграммы, так как эти группы друг в друга переходить не могут ни в пространстве, ни времени.

6. В работе рассматривается только 2 формации растительности — мятликовая и циклахеновая. Безусловно, сообщества с доминированием безобидного мятлика и суперагрессивного неофита циклахены играют в составе спонтанной растительности Воронежа ведущую роль, однако, этих единиц очевидно недостаточно. Впрочем, при

[1] Работы, цитированные автором, в библиографию к рецензии не включены.

Схема, показывающая принцип разделения видов по I. Hanski (Миркин, Наумова, 1998)

Типы по обилию	Эколого-фитоценотический диапазон	
	широкий	узкий
Доминанты	Центральные	Горожане
Малообильные	Сельские	Спутники

рассмотрении эколандшафтных профилей фигурируют и другие формации, однако они никак не характеризуются. Можно выразить сожаление, что автор не знаком с богатейшим опытом классификации растительности городов, который накоплен ботаниками Центральной Европы (в первую очередь ФРГ, Польши, Чехии и Словакии), использующими метод Браун-Бланке: ни одна из зарубежных работ о флоре и растительности городов в список литературы в рецензированной книге не попала.

3-я глава «Конспект флоры г. Воронежа» занимает основной объем книги и, как отмечалось, включает 1246 видов, что свидетельствует о полноте выявления флоры.

Хотя названия растений выверены, тем не менее вкрались некоторые опечатки и ошибки.

Однако, несмотря на сделанные замечания (надеемся, что они будут полезны и для других исследователей урбанофлор), общая оценка книги положительная: литература о региональных флорах России пополнилась ценной сводкой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акатов В. В. Островной эффект как фактор формирования высокогорных фитоценозов Западного Кавказа. Майкоп, 1999. 114 с.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа, 1998. 413 с.

Рябова Т. Г., Ишбирдина Л. М. О некоторых синтаксономических закономерностях растительности городов Республики Башкортостан // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 1. С. 70—75.

Флора Липецкой области / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1996. 374 с.

Hanski I. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypotesis // Oikos. 1982. Vol. 38. P. 210—221.

Lonsdale W. M. Global pattern of plant invasions and the concept of invasibility // Ecology. 1999. Vol. 80. P. 1522—1536.

ХРОНИКА

УДК 06.053

© О. И. Сумина

КОНФЕРЕНЦИЯ «НАУКА О РАСТИТЕЛЬНОСТИ: ИТОГИ И ПЕРСПЕКТИВЫ» (С.-ПЕТЕРБУРГ, 16—17 НОЯБРЯ 2001 г.)

O. I. SUMINA. THE CONFERENCE «SCIENCE OF VEGETATION: RESULTS AND PROSPECTS» (ST. PETERSBURG, 16—17 NOVEMBER 2001)

Санкт-Петербургский государственный университет
Поступила 20.02.2002

16—17 ноября 2001 г. в С.-Петербургском государственном университете (СПбГУ) состоялась научная конференция «Наука о растительности: итоги и перспективы», посвященная 70-летнему юбилею одной из старейших кафедр биолого-почвенного факультета — кафедре геоботаники и экологии растений.

В работе конференции участвовало более 120 человек, в том числе представители других кафедр биолого-почвенного и географического факультетов СПбГУ, Биологического института СПбГУ, Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, Лесотехнической С.-Петербургской государственной академии, Российского государственного педагогического университета, НИИ лесного хозяйства, Всероссийского института растениеводства (ВИР), Всероссийского института защиты растений (ВИЗР). Из 12 городов приехали преподаватели крупнейших вузов России: Московского, Петрозаводского, Сыктывкарского, Новгородского, Самарского государственных университетов, Пензенского государственного педагогического университета, а также сотрудники научно-исследовательских институтов Сыктывкара, Петрозаводска, Екатеринбурга, Мурманска, Тольятти, Обнинска и государственных заповедников (Центрально-лесной биосферный заповедник «Столбы»).

17 ноября на кафедре геоботаники и экологии растений были открыты выставки, посвященные юбилею: «Наши публикации за 70 лет», «Архивные документы и фотоматериалы», «Геоботанические раритеты», «Рисунки и художественные изделия сотрудников и студентов», «Фотоработы Ю. И. Самойлова». Фотовыставки о работе геоботаников в летних экспедициях были размещены также в коридоре Главного здания СПбГУ. К юбилею созданы буклет о работе кафедры и стенд-плакат «Кафедра геоботаники и экологии растений» с красочными иллюстрациями. Специальный выпуск «Вестника С.-Петербургского университета», посвященный деятельности кафедры, находится в печати.

За 2 дня работы конференции было заслушано 17 докладов. Все выступления продемонстрировали значительное влияние научно-теоретической работы, проводимой на кафедре, на развитие исследований в других вузах и академических институтах различных регионов страны, огромный вклад ее преподавателей в подготовку высокопрофессиональных специалистов — ботаников и экологов. В решении конференции участники единодушно отметили ведущую роль кафедры в становлении и развитии отечественной геоботаники и экологии растений, подчеркнув особое значение идей акад. В. Н. Сукачева, по инициативе которого в 1931 г. на биологическом факультете университета была создана кафедра геоботаники.

Отличительной чертой деятельности кафедры является продолжение классических университетских традиций научной и педагогической работы при одновременном развитии новых, наиболее актуальных, направлений исследований растительного покрова и экологии растений. Коллектив проводит разработку фундаментальных геоботанических проблем на современном методическом уровне с использованием оригинальных методик. Исследования охватывают разнообразные типы растительности и включают различные объекты. В то же время кафедра активно участвует в природоохранной деятельности, разрабатывая методические приемы мониторинга растительности и теоретические основы выделения особо охраняемых природных территорий. Выпускники кафедры успешно работают не только в России, но и за ее пределами.

УДК 061.3:(582+582:004) Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 11

© В. В. Никитин,[1] М. А. Азаркина[2]

МЕЖДУНАРОДНАЯ НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ ПО СИСТЕМАТИКЕ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ, ПОСВЯЩЕННАЯ 70-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ ЧЛЕНА-КОРРЕСПОНДЕНТА РАН, ПРОФЕССОРА В. Н. ТИХОМИРОВА

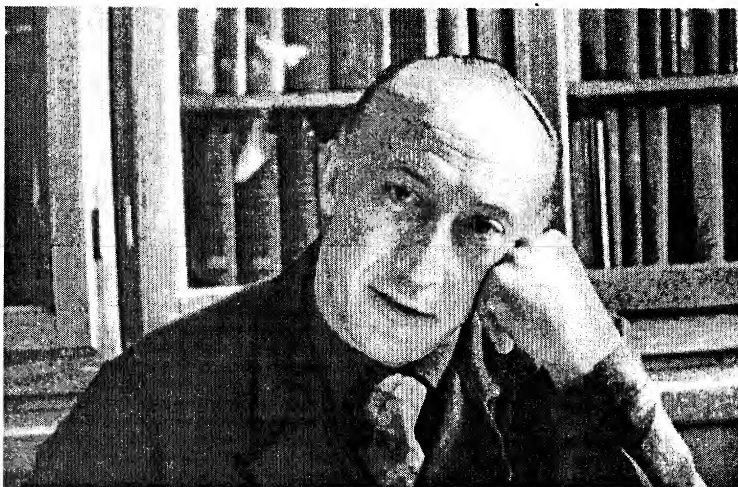
V. V. NIKITIN, M. A. AZARKINA. INTERNATIONAL SCIENTIFIC CONFERENCE ON TAXONOMY OF HIGHER PLANTS DEDICATED TO THE 70TH BIRTHDAY OF CORRESPONDING MEMBER OF RAS, PROFESSOR V. N. TIKHOMIROV

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Тел. (812) 234-22-36
E-mail: nikitin@nerb.bin.ras.spb.ru
[2] Библиотека Академии наук РАН
199034 С.-Петербург, Биржевая линия, 1, тел. (812) 328-37-91
E-mail: banexch@rasl.nw.ru
Поступила 11.06.2002

В конце января 2002 г. в Московском государственном университете им. М. В. Ломоносова (МГУ) проходила Международная научная конференция по систематике высших растений. Конференция была проведена в соответствии с планом юбилейных мероприятий к 250-летию МГУ и организована сотрудниками кафедры высших растений. Ее проведение было приурочено к 70-летию со дня рождения выдающегося отечественного флориста и систематика, члена-корреспондента РАН, профессора Вадима Николаевича Тихомирова. Он долгие годы стоял во главе кафедры высших растений Биологического факультета МГУ и посвятил себя исследованиям флоры Центральной России, систематики сем. *Umbelliferae* (*Apiaceae*) и рода *Alchemilla*. В прозвучавших на конференции докладах была оценена деятельность В. Н. Тихомирова как ученого, организатора и преподавателя, сумевшего создать на кафедре условия для научных исследований и постоянного совершенствования ботанических дисциплин (Гапочка и др., 2002), отмечен его вклад в изучение систематики рода *Alchemilla* L. (Глазунова, 2002).

Конференция собрала весьма представительный состав участников — 242 ботаника из 54 организаций и 39 городов Российской Федерации и стран ближнего зарубежья — Украины, Узбекистана, Белоруссии и Казахстана. В опубликованные «Тезисы» включено 100 докладов, представленных 133 авторами.

В рамках конференции было проведено 5 пленарных и 5 секционных заседаний, на которых было представлено 19 и 33 докладов соответственно; 16 сообщений были оформлены в виде стендовых докладов.



В. Н. Тихомиров.

В приветственной речи к участникам конференции декан биологического факультета МГУ, заслуженный профессор МГУ М. В. Гусев дал характеристику современного состояния научных исследований, проводимых на кафедре высших растений и в Ботаническом саду МГУ, в области макро- и микросистематики разных таксонов высших, преимущественно цветковых, растений. Он отметил широкое использование разнообразных методов таксономических исследований: классического сравнительно-морфологического, кариологического, палинологического, карпологического, популяционного, начало применения методов геносистематики в разработке систем разных групп высших растений.

Тематика представленных на конференции докладов охватывала достаточно широкий спектр проблем современной ботаники. Можно выделить 5 направлений, по которым проходила основная линия обсуждений: 1) концептуальные и методологические аспекты современной систематики растений; 2) проблемы видообразования и микроэволюции; 3) использование электронных ресурсов для обнародования результатов ботанических исследований; 4) систематика отдельных таксонов; 5) использование новых методов анализа данных для решения спорных вопросов систематики.

Концептуальные проблемы современной систематики растений, философские и методологические вопросы ботаники были рассмотрены в докладах ученых из ведущих научных учреждений России. На некоторых из этих работ следует остановиться более подробно.

Обсуждению понятий древности и примитивности таксонов, влиянию субъективных суждений исследователя при установлении относительной древности или молодости таксонов, а также возможности использования для определения возраста современных групп растений кладистических методов посвящен доклад Н. Н. Цвелёва «О древности и примитивности современных таксонов».

В докладах А. П. Расницына «Принципы систематики — фенетика, кладизм и традиционная систематика» и А. К. Тимонина «Система или генеалогия» отстаиваются представления о систематике как о дисциплине, в первую очередь выявляющей дискретную структуру биоразнообразия, которая только отчасти соответствует ходу генезиса таксонов растений. Поэтому и кладизм, и геносистематика, основанные на выявлении генеалогий таксонов, представляют собой односторонний подход к разработке системы растений, снижающий значение систематики как интегрирующей общебиологической дисциплины. По мнению А. К. Тимонина, удобство системы определяется степенью «свернутости» информации. В связи с чем превалирующая в большинстве работ современных систематиков тенденция к разделению относительно

крупных родов и семейств на мелкие, олиготипные или монотипные группы, обосновываемая необходимостью отслеживания генеалогии, с неизбежностью ведет к построению громоздких и совершенно не воспринимаемых систем.

В докладе А. Г. Еленевского «О видах-агрегатах и полиморфизме» был поднят вопрос о статусе видов-агрегатов и о внесении ясности в определение данного термина, поскольку в разных обработках под ним скрываются самые различные сущности (полиморфные варианты, виды-двойники, микровиды, клины и даже подвиды). Кроме того, он настаивал на необходимости проведения специальных таксономических исследований для определения понятия «вид-агрегат» в каждом конкретном случае.

Гносеологическим проблемам систематики растений и разработке новых подходов к решению проблем классификации посвящена работа И. Я. Павлинова «Классификация как гипотеза». В ней представлены аргументы в пользу интерпретации систем таксонов как рабочих гипотез, а также обоснована возможность существования множественных классификаций в зависимости от определенной содержательной теории, например эволюционной.

А. С. Раутиан в докладе «Два направления в филогенетической систематике: Э. Геккеля—В. Геннига и И. Д. Копа—Г. Ф. Осборна» указал на глубокое логическое противоречие между парадигмой отбора случайных мутаций, лежащей в основе синтетической теории эволюции и самой возможностью реконструкции филогенеза, поскольку последняя возможна только при признании сильной преемственности и канализованности эволюционного развития.

Проблемам видообразования и микроэволюции посвящено 12 докладов, опубликованных в виде тезисов.

В докладе Ю. Т. Дьякова приведены обобщающие выводы исследований процессов микроэволюции и видообразования у грибов. Рассмотрены особенности популяционной структуры и генетических процессов, обеспечивающих микроэволюцию, в популяциях грибов, отличающие их от таковых у высших растений, выявлены факторы, способствующие видообразованию у грибов.

А. С. Кашин в работе «Вид и его структура при гаметофитном апомиксисе» дал сравнение биологической сущности видов, размножающихся половым путем, и апомиктных видов. Им предложена система классификации форм биологического вида для апомиктов.

Проблемам происхождения морфологического сходства у видов-двойников посвящен доклад П. Ю. Жмылева «Модели формирования видов-двойников». Выделено 6 моделей их формирования, соответствующих дивергентной (виды-двойники рассматриваются как близкородственные молодые таксоны, возникшие относительно недавно в процессе видообразования) и конвергентной (виды-двойники — древние таксоны, морфологическое сходство которых возникло вторично при приспособлении к сходным условиям среды) гипотезам происхождения.

В докладах ряда ботаников приводятся сведения об исследованиях таксономических групп ранга вида или рода. Например, И. А. Беднарская приводит данные о гибридизации *Festuca ovina* L. и *F. polesica* Zapal. В. В. Никитин указывает, что у рода *Viola* L. путем гибридизации могут возникать не только виды, но и таксоны более высокого ранга и отмечает, что в горах гибриды фиалок встречаются значительно реже, чем на равнине. О. В. Юрцева на основе анализа чисел хромосом установила, что некоторые виды и подвиды *Polygonum* L. могут иметь гибридное происхождение, и высказала предположение о генетических механизмах стабилизации гибридов.

Живой интерес у участников конференции вызвали доклады, посвященные возможностям **использования электронных ресурсов** для обнародования результатов исследований.

Группой исследователей из Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР) была продемонстрирована информационно-поисковая система «Генетические растительные ресурсы России». Организация

базы данных предусматривает сопряжение названий культивируемых растений с их исходным предком или ближайшими дикорастущими родичами, что значительно облегчает возможность поиска ресурсов для селекции.

Исследователи из Новосибирска в докладе «Интернет-каталог растений Сибири: принципы организации сетевого ресурса» обосновали необходимость создания электронной библиотеки «Разнообразие растительного и животного мира Сибири». Данный каталог позволяет редактировать ранее созданные поля документов и доступен широкому кругу пользователей благодаря размещению его на WEB-сервере СО РАН.

В выступлении ботаников из МГУ «Цифровые гербарии: проблемы и решения» подведены итоги деятельности по переводу наиболее ценных частей гербарных коллекций Московского ун-та в цифровую форму, а также отмечены успехи зарубежных ботаников по работе в данном направлении. Авторами доклада был представлен превосходный по дизайну CD, содержащий сведения о гербарных образцах Карла Линнея, хранящихся в МГУ.

Интерес для ботаников представляет предложенный в докладе Т. Г. Филипповой «Сканирование свежесобранных растений для получения варианта их компьютерного изображения» метод работы с так называемым «живым материалом». Он дает возможность более достоверно передавать не только важные систематические признаки, но и фиксировать изменения морфологических признаков растений в течение всего вегетационного сезона.

Подавляющее большинство представленных на конференции сообщений было посвящено **проблемам систематики отдельных групп высших растений.**

В значительной части выступлений затронуты вопросы проведения ревизии таксонов разного уровня. В. П. Гранкина считает, что далека от завершения работа по таксономической обработке видов рода *Glycyrrhiza* L. О необходимости внесения уточнений в таксономию рода *Galium* L. говорит А. Г. Еленевский. Т. В. Лаврова, продолжая начатую В. Н. Тихомировым ревизию рода *Ligusticum* L., считает возможным внести изменения в систему рода. А. Н. Сенников отмечает слабую изученность видового состава рода *Hieracium* L. s. str. на территории Европейской России.

В докладах Л. А. Асеевой и В. Г. Папченкова рассмотрены проблемы систематики рода *Veronica* L. Асеева на основе анализа признаков семян у разных видов вероник делает вывод о возможности наличия у них родственных связей с другими родами сем. *Scrophulariaceae*. Папченков, исходя из характера опушения растений, дал описание несколько новых видов рода *Veronica* L. для бассейна р. Волги.

В. М. Виноградова и Т. В. Егорова на основании ряда существенных морфологических признаков у родов *Caucalis* L. и *Orlaya* L. (*Apiaceae*) сделали заключение об их самостоятельности.

И. А. Савинов указывает, что для рода *Celastrum* L. особенности структуры цветоносных побегов имеют важное значение при выделении подродов, рядов и отдельных видов. Исследование морфологических особенностей структуры побегов у всех видов секц. *Botryoides* C. F. Mey. рода *Chenopodium* L. позволили Т. А. Федоровой выделить новую подсекцию.

Для систематики растений анатомическое строение имеет важное, иногда определяющее, значение. А. П. Меликян и Х. Х. Джалилова выявили комплекс карпологических признаков, которые можно использовать при решении вопросов систематики сем. *Lauraceae* и отметили, что на основании данных по ультраскульптуре поверхности плодов можно различать и виды, и роды. На значение признаков строения перикарпия для систематики рода *Pilea* Lindl. указывает Т. И. Кравцова. И. М. Пескова считает, что для рода *Linaria* Mill. важным таксономическим признаком является ультраскульптура семян. На необходимость учитывать признаки микроструктуры семян при классификации рода *Bauhinia* L. указывают С. Ф. Пономаренко и М. Е. Павлова. Сравнительное изучение анатомо-морфологического строения семян и шишек 25 видов рода *Juniperus* L. позволили П. И. Ермолиной и В. М. Тарбаевой уточнить систематическое положение отдельных его видов.

Целая серия докладов на конференции освещала возможности **использования различных методов анализа для решения спорных вопросов систематики.**

Перспективы применения новых методов при решении многих проблем систематики обозначены в докладе В. Ф. Семихова «Классическая систематика, геносистематика и хемосистематика высших растений: возможности и ограничения». Он указал, что при установлении таксономического статуса группы рангом от вида до семейства целесообразно использовать совокупность биохимических показателей и данных классической систематики. Геносистематика, по его мнению, имеет ограниченные возможности в макросистематике, в силу чего мало перспективна при определении ранга таксона. В выступлении А. С. Антонова «Геносистематика как альтернатива классической систематики», напротив, утверждается, что в современных системах растений все более учитывается эволюционная теория систематизируемых таксонов. Геносистематика дает возможность выбрать наилучшую из альтернативных систем и схем филогенеза, предлагаемых на основании анализа фенотипических признаков растений.

Проведенные геносистематические исследования видового разнообразия рода *Malus* Mill. позволили А. В. Фортэ и др. подтвердить предположения о том, что исходным материалом для создания сортов *M. domestica* Borkh. является *M. sieversii*, а вид *M. silvestris* (L.) Mill., который также считают одним из предков домашней яблони, представляет собой вторичный таксон.

О возможностях использования методов геносистематики при изучении ранних этапов эволюции наземных растений отмечено в выступлении Т. Х. Самигуллина и др. На основе анализа нуклеотидных последовательностей участка хлоропластного рибосомного оперона ими установлено, что наиболее древней группой, отделившейся от древа наземных растений, являются печеночники, а антоцеротовые ближе к сосудистым растениям, чем мхи.

Результаты иммунохимического анализа белков семян голо- и покрытосеменных растений позволили В. Ф. Семихову и другим говорить о наличии связей между отделами и вероятности их происхождения от общего проголосеменного предка.

С. Ю. Золкин с соавторами на основе исследования аминокислотного состава, иммунохимических и электрофоретических свойств белков семян представителей пор. *Cycadales* привели аргументированные доказательства искусственности выделения ряда родов в самостоятельные семейства.

Большой интерес у участников конференции вызвали сообщения, посвященные перспективам **использования в систематике растений кладистических методов анализа данных**. Помимо опубликованных тезисов и прозвучавших докладов кладистическая проблематика обсуждалась и на специально организованном семинаре по применению кладистических технологий, что свидетельствует о большом интересе к кладистике и со стороны организаторов конференции. Судя по представленным на конференции докладам, использованием и разработкой компьютерных программ, применяемых при кладистическом анализе, занимаются в двух российских учреждениях — в МГУ и в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН.

В прозвучавших на конференции докладах москвичей акцент сделан на возможностях использования данного метода для решения ряда частных вопросов систематики. Это особенно актуально для обработки результатов, полученных нетрадиционными для классической систематики методами и не поддающихся логическому осмыслению. Например, при анализе состава белков или последовательностей нуклеиновых кислот.

Выступавшие отметили, что при использовании кладистических методов анализа данных окончательные результаты в значительной степени определяются выбором анализируемых признаков. В качестве подтверждения последнего замечания в виде кладограммы был представлен обзор стендовых докладов (А. Б. Шипунов). Анализируемыми признаками были выбраны визуальные характеристики стендов: наличие или отсутствие диаграмм и иллюстраций, качество печати и др. Построенная на основании данных признаков кладограмма позволила судить о качестве оформления

докладов, но, к сожалению, не дала информации об их содержании и научной значимости.

На семинаре по применению кладистических технологий новосибирские исследователи представили разработанную ими программу «SYNAP».

На заключительном пленарном заседании в выступлении В. С. Новикова были подведены итоги конференции. Он отметил, что основная ее ценность в актуальности поднятых проблем, существующих в современной систематике растений, и в предложенных вариантах их решений.

От лица всех участников и гостей конференции хочется выразить признательность организаторам за превосходную подготовку и организацию конференции. К началу конференции были отпечатаны и доставлены в МГУ тезисы докладов, всем иногородним участникам были забронированы места в гостинице, замечательно были подготовлены чаепития для общения в перерывах между заседаниями и, завершивший научную программу, праздничный банкет.

Хочется также выразить благодарность Российскому фонду фундаментальных исследований (проект № 02-04-58002), выделившему средства на проведение конференции и издание тезисов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гапочка Г. В., Новиков В. С., Тимонин А. Г. Роль В. Н. Тихомирова в организации и проведении исследований по систематике растений в МГУ // Междунар. науч. конф. по сист. высш. раст., посвящ. 70-летию со дня рождения чл.-корр. РАН, проф. В. Н. Тихомирова (Москва, 28—31 января 2002 г.): Тез. докл. М., 2002. С. 3—7.

Глазунова К. П. Систематическая обработка рода манжетка (*Alchemilla* L.) в трудах В. Н. Тихомирова // Там же. С. 31—33.

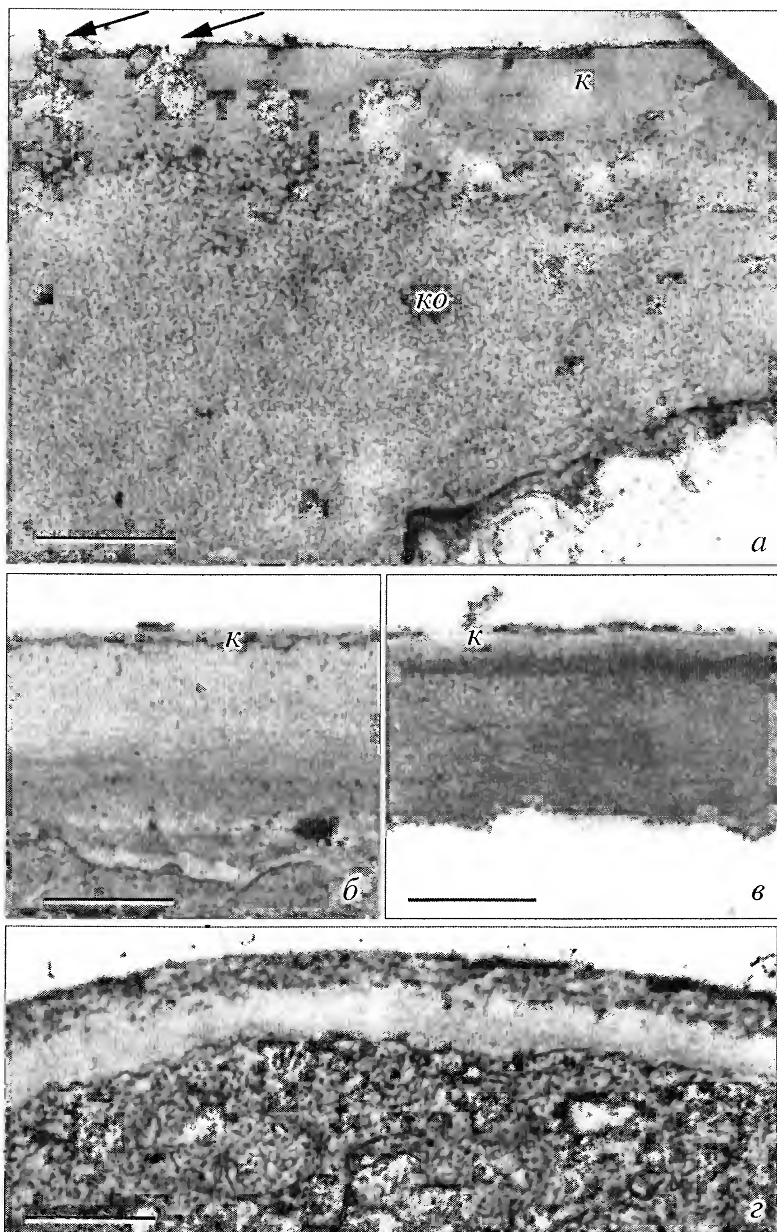


Таблица I. Строение наружной клеточной стенки в секреторных клетках у представителей сем. *Droseraceae*.

а — *Drosophyllum lusitanicum*, стрелками обозначены поры; *б* — *Drosera rotundifolia*; *в* — *Dionaea muscipula*; *г* — *Aldrovanda vesiculosa*. *к* — кутикула, *ко* — кутинизированная оболочка. Масштабная линейка — 0.5 μм.

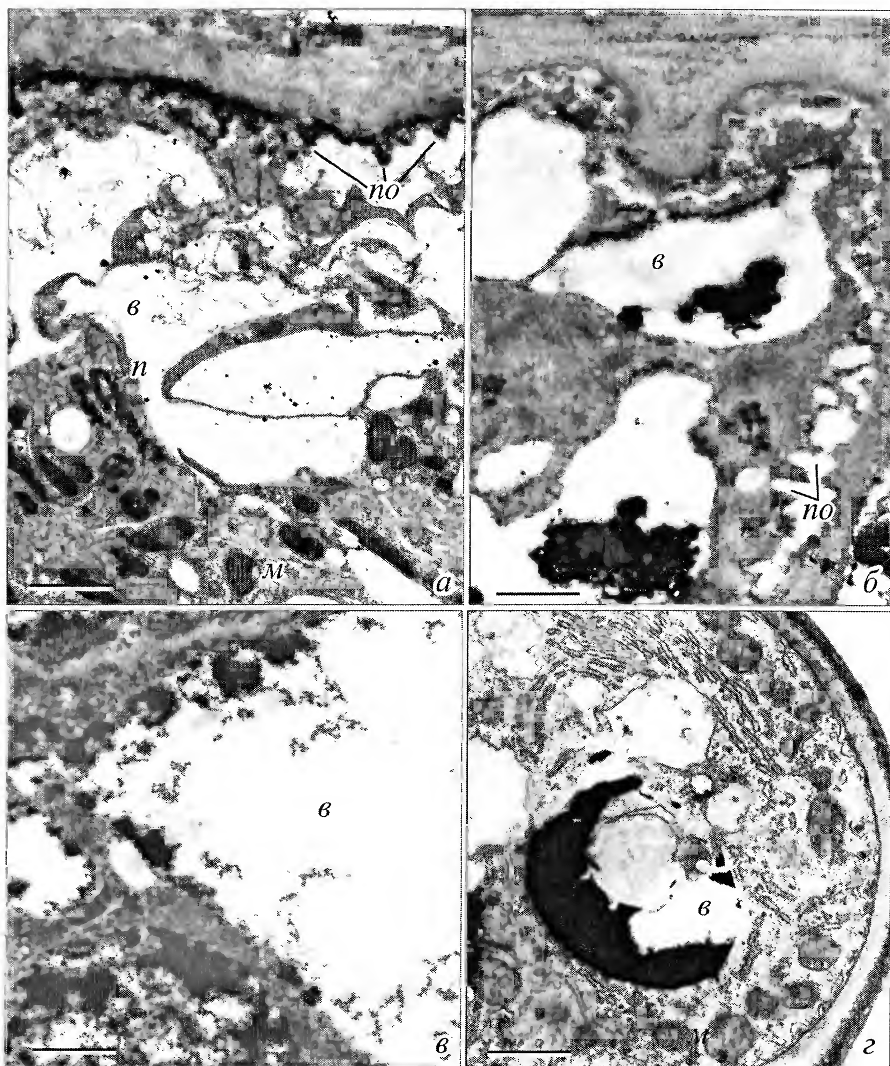


Таблица II. Фрагменты секреторных клеток с различным вакуолярным содержимым у представителей сем. *Droseraceae*.

а — *Drosophyllum lusitanicum*; *б* — *Drosera rotundifolia*; *в* — *Dionaea muscipula*; *г* — *Aldrovanda vesiculosa*. *в* — вакуоль; *м* — митохондрия; *п* — пластида; *по* — протуберанцы оболочки. Масштабная линейка — 1 μм.

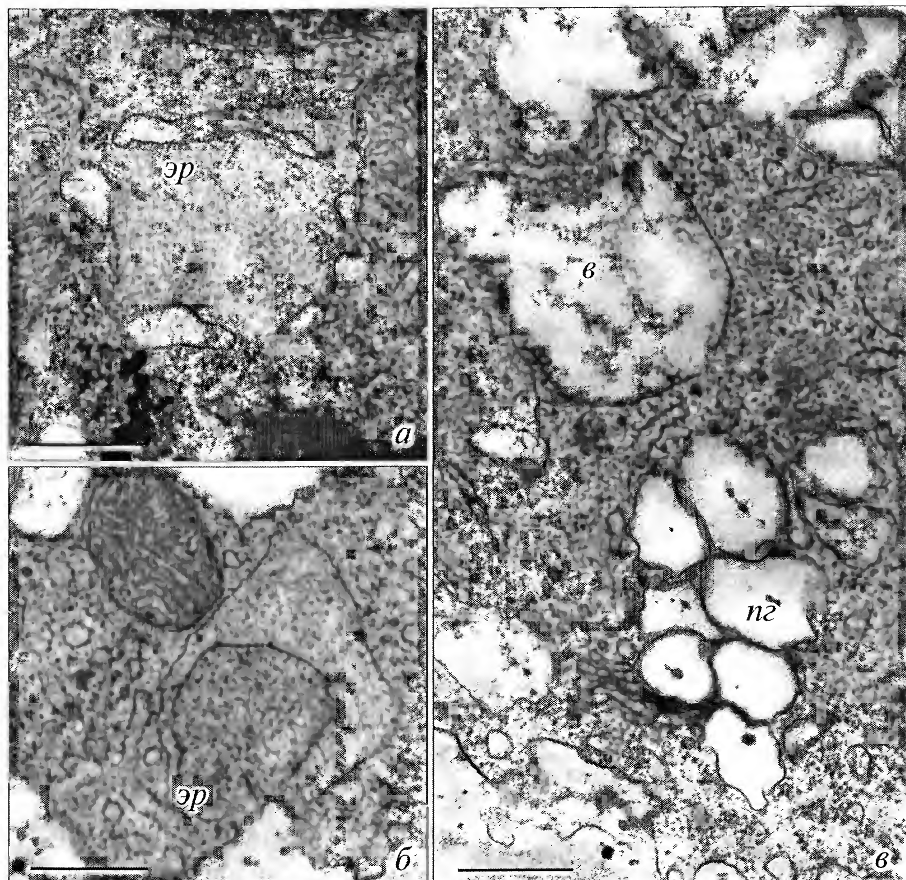


Таблица III. Механизмы образования вакуолей в секреторных клетках *Drosophyllum lusitanicum*.

а — изоляция части цитоплазмы трубочками эндоплазматического ретикулума; *б* — слияние ретикулярных трубочек между собой; *в* — слияние друг с другом пузырьков Гольджи. *в* — вакуоль; *пг* — пузырьки Гольджи; *эр* — эндоплазматический ретикулум. Масштабная линейка — 0.5 μм.

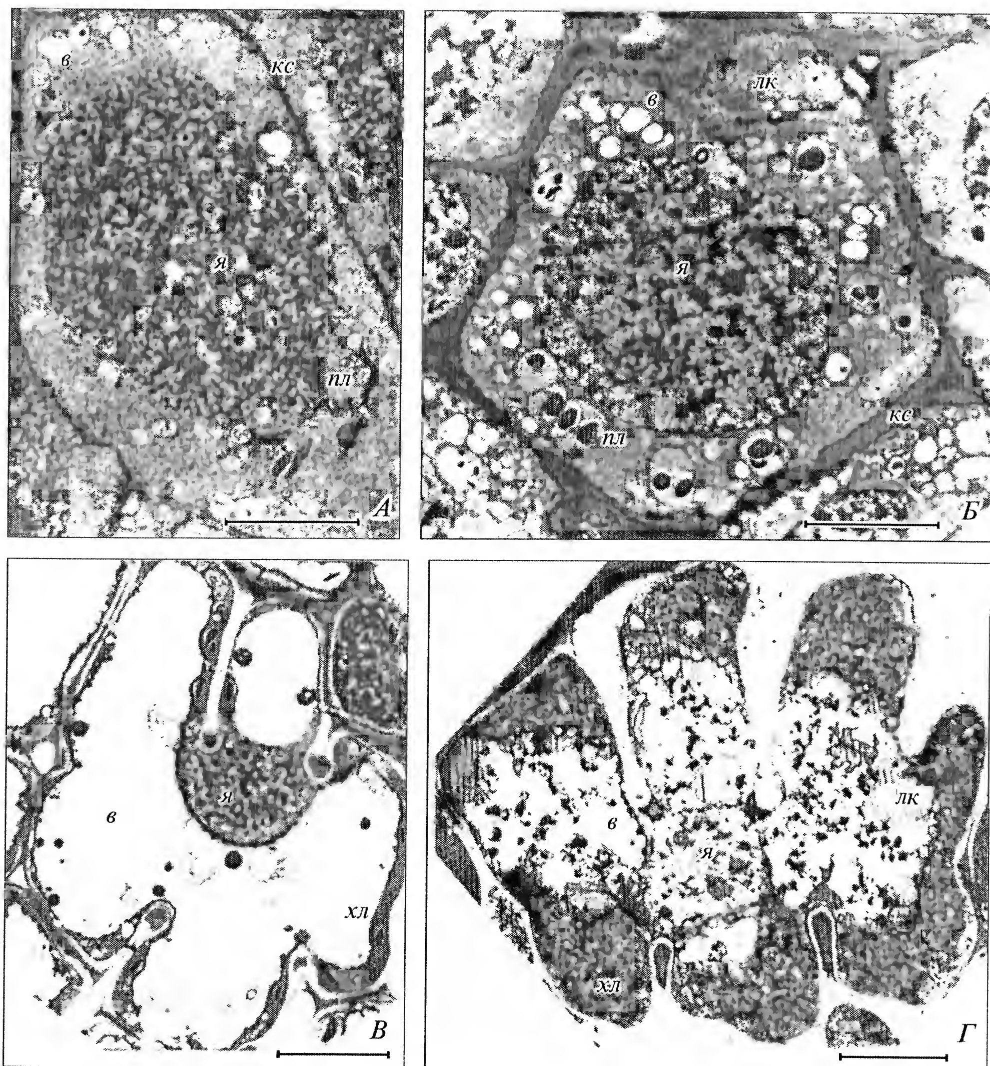


Таблица I. Поперечные срезы клеток апикальной меристемы побега (*А*, *Б*) и мезофилла хвои (*В*, *Г*) *Pinus sylvestris* на разных стадиях годичного цикла.

А, *В* — июль; *Б*, *Г* — ноябрь. *в* — вакуоль; *кс* — клеточная стенка; *лк* — липидная капля; *пл* — пластида; *хл* — хлоропласт; *я* — ядро. Масштабная линейка: *А*, *Б* — 5 мкм; *В*, *Г* — 10 мкм.

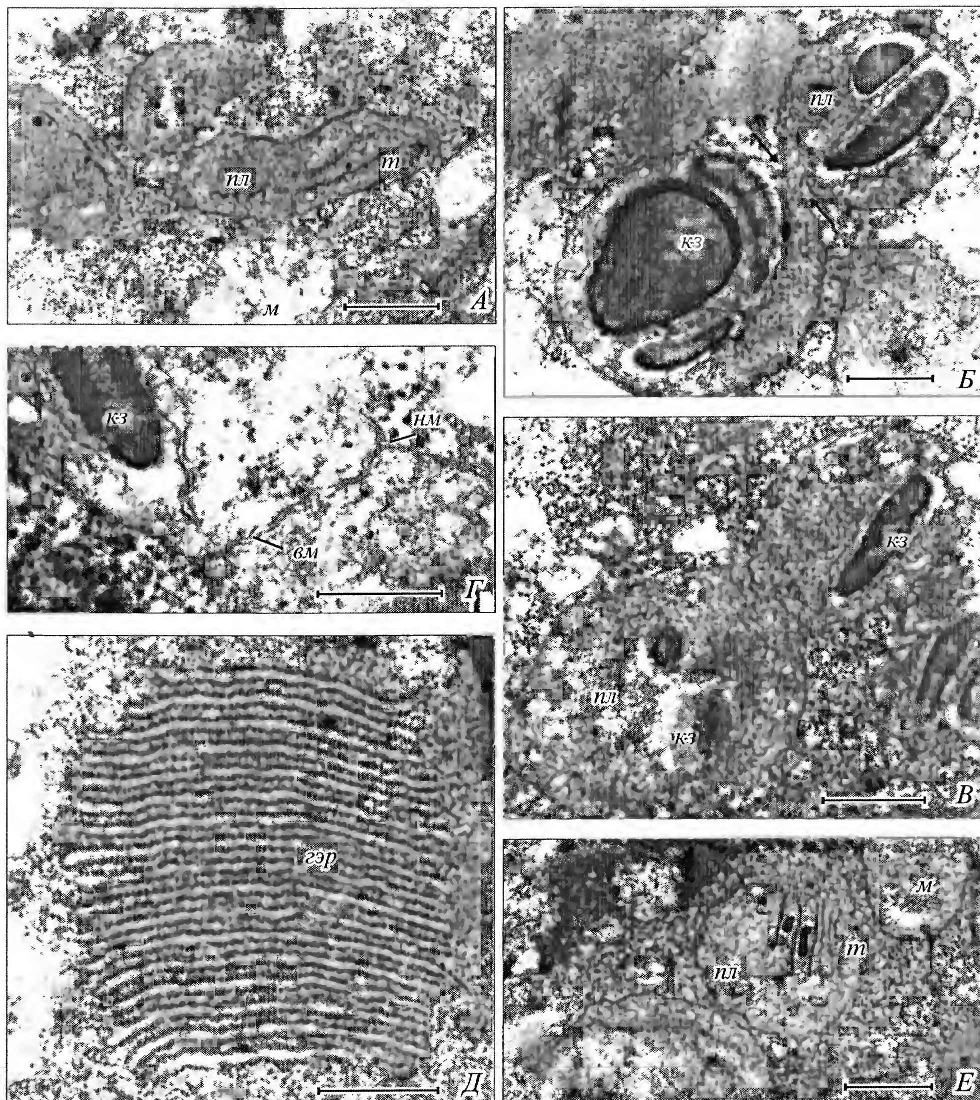


Таблица II. Фрагменты клеток апикальной меристемы побега *Pinus sylvestris* на разных стадиях годичного цикла.

А — пластида (июль); *Б* — делящаяся пластида, стрелками показана перетяжка (ноябрь); *В* — сливающиеся пластиды (ноябрь); *Г* — фрагмент из *В*; *Д* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, цистерны которого собраны в стопки (декабрь); *Е* — пластида (январь). *вм* — внутренняя мембрана оболочки пластиды; *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум; *кз* — крахмальное зерно; *м* — митохондрия; *нм* — наружная мембрана оболочки пластиды; *пл* — пластида; *т* — тилакоид. Масштабная линейка: *А*—*В*, *Д*, *Е* — 0.5 мкм; *Г* — 0.25 мкм.

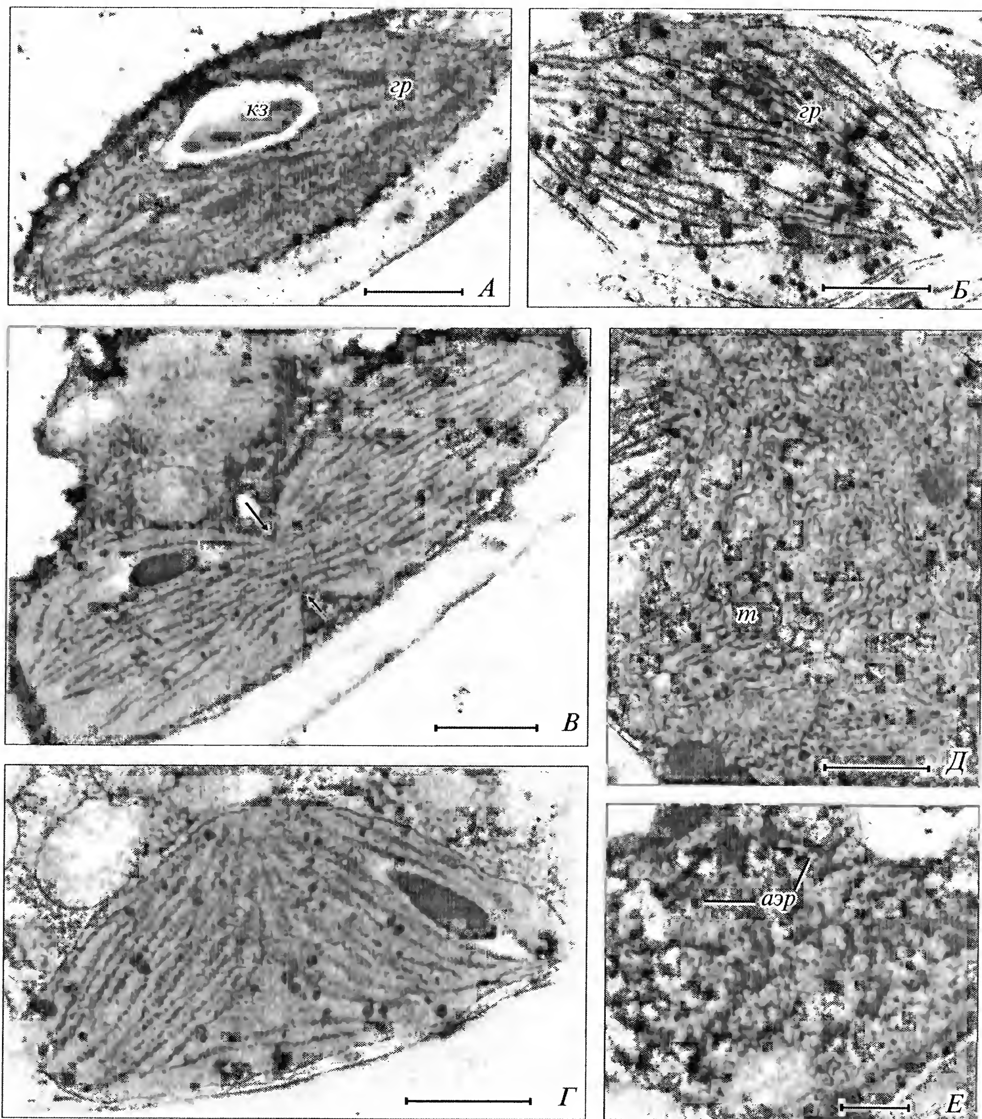


Таблица III. Фрагменты клеток мезофилла хвои *Pinus sylvestris* на разных стадиях годичного цикла.

А—Д — хлоропласты: *А* — июль; *Б* — декабрь; *В* — делящийся хлоропласт, стрелками показана перетяжка (октябрь); *Г* — сливающиеся хлоропласты (март); *Д* — разрушающийся хлоропласт (февраль); *Е* — трубчатый агранулярный эндоплазматический ретикулум (декабрь). *аэр* — агранулярный эндоплазматический ретикулум; *гр* — грана. Остальные обозначения те же, что и в табл. II. Масштабная линейка: *А—Д* — 1 мкм; *Е* — 0.5 мкм.

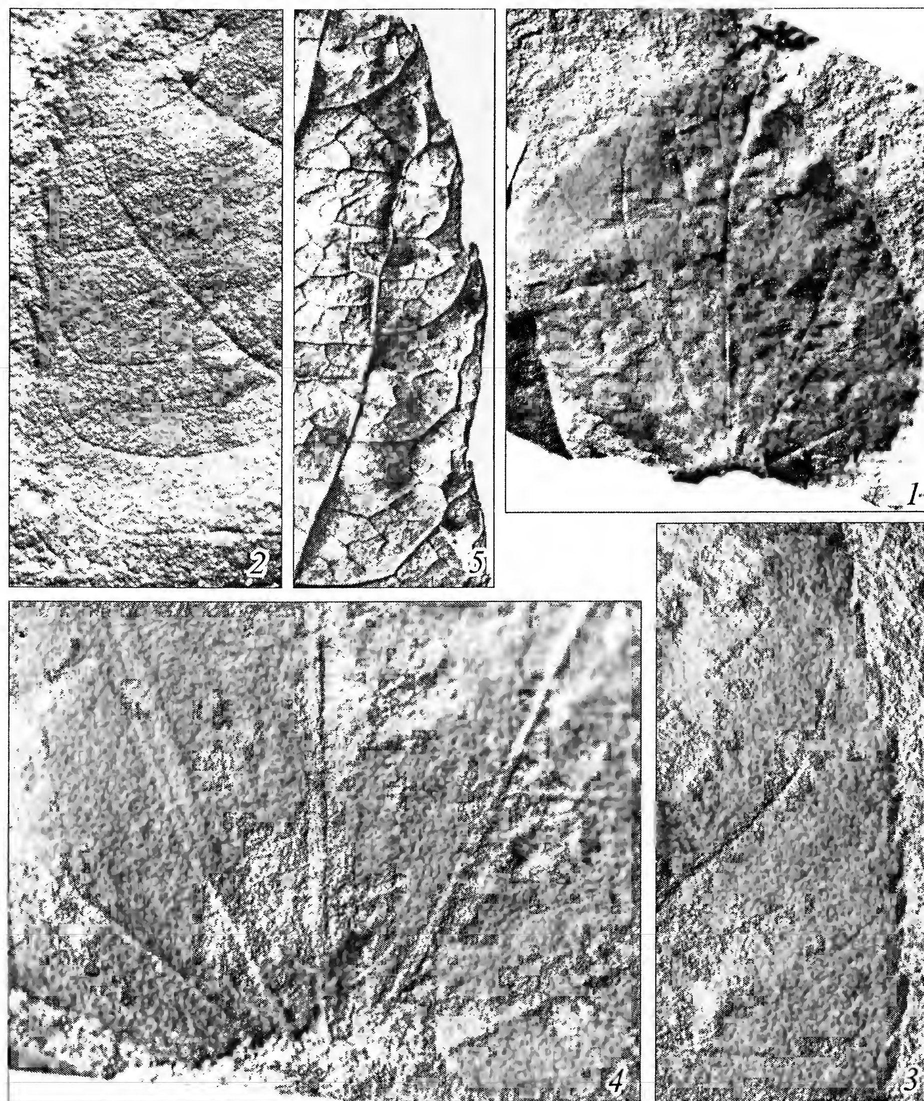


Таблица I.

1—4 — *Utkholokia ulevenensis*, голотип, кол. 840240, обр. 1: *1* — нат. вел.; *2—4* — ×3; *5* — *Idesia polycarpa*, China Hupeh, A. Henry 5814 B (LE), край листа, ×3.

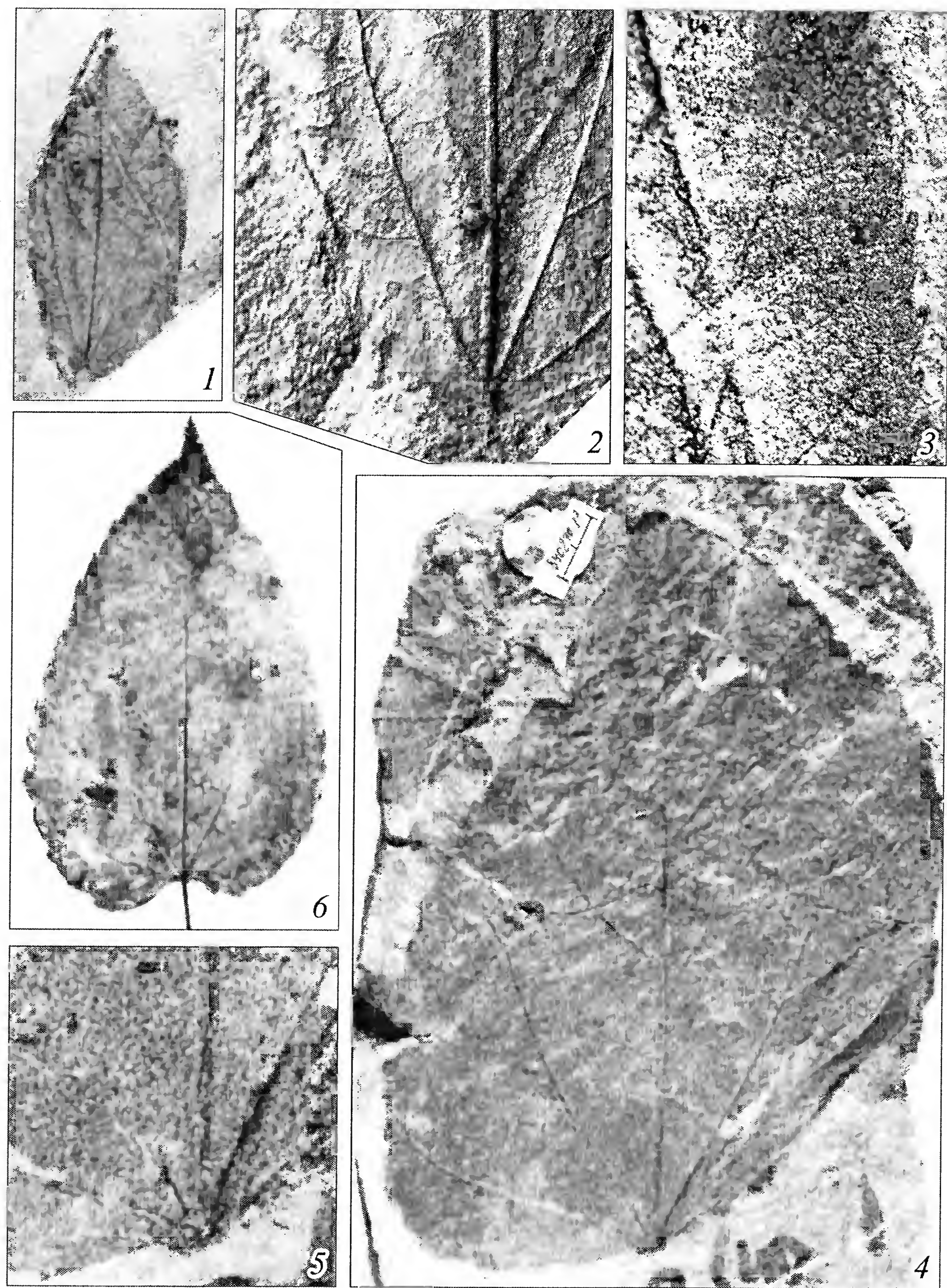


Таблица II.

1—5 — *Utkholokia ulevenensis*: *1* — изотип, кол. 840240, обр. 24, нат. вел.; *2* — его основание, ×3; *3* — его край; *4* — изотип. кол. 840240, обр. 17, нат. вел.; *5* — его основание, ×2; *6* — *Idesia polycarpa*, Western Hupeh, E. H. Wilson, N 487 (LE), лист, ×0.6.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2002. Т. 87. № 11)

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

ИСКОПАЕМЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE FOSSILES

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2002. VOL. 87. N 11) Page

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2002. Т. 87. № 11) Стр.

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2002. Т. 87. № 11. 1—144.